ISSN 0006--8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 76

11

НОЯБРЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1991

УДК 581.47 : 581.48 : 582.662 : 582.683

В. Ф. Войтенко, Т. С. Николаевская

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ И СЕМЯН ГЕТЕРОКАРПНЫХ РАСТЕНИЙ И ТЕНДЕНЦИИ ЕЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

V. F. VOYTENKO, T. S. NIKOLAEVSKAYA. THE ULTRASTRUCTURE OF FRUIT AND SEED SURFACE IN HETEROCARPOUS PLANTS AND TENDENCIES OF ITS EVOLUTIONARY SPECIALIZATION

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа предпринято сравнительное изучение плодов и семян гетерокарпных растений. Приведены результаты анализа гетероморфных семян 2 видов *Brassicaceae* и плодов 3 видов *Chenopodiaceae.* Кодекс макроморфологических признаков различий разнотипных диаспор существенно дополнен ультраструктурными признаками неоднородности их поверхности. Последние подразделены на 2 группы — количественные и качественные. Степень их выраженности имеет видовую специфику. Поставлен на обсуждение вопрос о корректности использования ультраструктурных признаков поверхности растений в диагностике и таксономии. Намечены некоторые тенденции изменений ультраструктуры поверхности при переходе от диаспор первичного морфотипа к эволюционно более продвинутым и специализированным.

Метод сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) в настоящее время широко внедрен в ботанические исследования. Использование его в приложении к растительным объектам признано крайне перспективным и многообразным (Снигиревская, 1971; Heywood, 1971), а эффективность уже выполненных работ с его применением — весьма результативной. Косвенно об этом можно судить хотя бы по публикациям «Ботанического журнала», практически каждый выпуск которого не обходится без работ, осуществленных с помощью СЭМ и связанных с анализом растительных поверхностей. Относительно недавно переведенная у нас книга английских ботаников Б. Джунипера и К. Джеффри (1986) еще раз убедила в том, сколь многообразной и исключительно сложной может быть информация, полученная на основе изучения свойств поверхности растений.

Сейчас как отечественными, так и зарубежными исследователями интенсивно изучается ультраструктура поверхности спермодермы и перикарпия у таксонов самых разных систематического положения и ранга. Большинство работ предпринимается с целью выявления новых диагностических признаков и решения трудных или дискуссионных вопросов таксономии. Насколько нам известно, плоды и семена гетерокарпных растений ранее не были предметом специального сравнительного исследования с помощью СЭМ. В настоящей работе мы пытаемся восполнить этот пробел.

Общей предпосылкой для постановки такой задачи послужила рабочая гипотеза, суть которой мы сформулировали следующим образом. Диаспоры избранных гетерокарпных растений при наличии достаточно существенных макроморфологических признаков неоднородности в пределах одной особи не обнаруживают в СЭМ сколь-нибудь значительных различий в ультраструктуре поверхности

плодов и семян. Такой результат, основанный на изучении столь своеобразной группы растений, дал бы важный и убедительный аргумент в пользу устойчивости микроструктурных признаков поверхности плодов и семян на видовом уровне и подтвердил правомерность такого всеохватного использования их в таксономии, свидетелями которого мы сейчас являемся. В противном случае, если бы у гетероморфных плодов и семян одной особи были обнаружены различия в ультраструктуре поверхности, это, с одной стороны, могло бы подвергнуть сомнению излишнее увлечение систематиков этим признаком, а с другой — способствовало бы обогащению новыми признаками кодекса морфологических различий плодов и семян гетерокарпных растений и дало бы возможность интерпретировать обнаруженные отличительные признаки с эволюционных и экологических позиций.

Объектами нашего исследования были избраны представители 2 семейств — крестоцветных и маревых, для которых гетерокарпия является признаком нередким и биологически значимым (Войтенко, 1989). При выборе видов из разных семейств, с разными формами и степенью проявления неоднородности диаспор также предполагалось провести сравнительный анализ диаспор разной морфологической природы — семян в пределах одного многосеменного плода и в пределах особи, односеменных плодов, мерикарпиев одного плода.

Материал и методика

В настоящей работе анализируются семена 2 видов крестоцветных и плоды 3 видов маревых. Карпологический материал для исследования был собран с растений в природных популяциях. Виды и места сбора были следующими: сем. *Brassicaceae* — *Diptychocarpus strictus* (Fisch. ex Bieb.) Trautv. (Фирюзинское ущелье, окр. Ашхабада), *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. (Южный берег Крыма, Форос); сем. *Chenopodiaceae* — *Axyris amaranthoides* L. (с. Еделево Кузоватовского р-на Ульяновской обл.), *Atriplex nitens* Schkuhr и *Chenopodium album* L. (оба собраны в рудеральных местообитаниях на территории г. Ульяновска).

Неоднородность диаспор у всех этих видов хотя и не крайне резко выражена, но является признаком диагностическим, носит устойчивый генотипический характер и неоднократно отмечена в специальной литературе (Becker, 1913; Холоденко, 1952; Аветисян, Манакян, 1965; Williams, Harper, 1965; Войтенко, 1968, 1969, 1974; Пискунов, 1968, 1973; Левина, 1987; и др.).

Плоды и семена для изучения в СЭМ брали в зрелом состоянии, нормально выполненными, без деформаций. Как обязательное условие, диаспоры разных морфотипов анализировали с одной и той же особи. Для выявления особенностей ультраструктуры поверхности диаспор использовали СЭМ модели РЭМ-200 в Институте геологии Карельского научного центра АН СССР (г. Петрозаводск).

Результаты

Сравнительному анализу ультраструктуры поверхности предпосылаем в сжатом виде характеристику гетерокарпии и (или) гетероспермии и кодекс макроморфологических признаков различий диаспор избранных видов.

Diptychocarpus strictus

Особь производит стручки 2 типов. В верхних ярусах стручки, типичные для крестоцветных, длинные, уплощенные, с тонкими кожистыми створками, многосеменные, при созревании легко вскрывающиеся по продольно-кольцевой линии

и высвобождающие семена. Семена округлые в продольном сечении, с ровным широким цельнокрайным окрылением вокруг всего семени (в дальнейшем именуем их окрыленными). В основании главного побега формируются стручки укороченные, цилиндрические из-за губчатых толстых створок, невскрывающиеся, также многосеменные, целиком отваливающиеся с растения, способные распадаться на отдельные фрагменты (членики и получленики). В этих плодах семена в продольном сечении овальные, бескрылые или с окрылением, но крайне узким, неровным и малозаметным (далее именуем их бескрылыми). Между этими крайними морфотипами имеются стручки переходные, вскрывающиеся поздно, трудно и неполностью.

В СЭМ анализировали семена из плодов лишь 2 крайних морфотипов.

Окрыленные семена. Поверхность спермодермы матовая, отчетливо рельефная из-за заметно выступающих антиклинальных клеточных стенок, с редкими и беспорядочно разбросанными эпикутикулярными отложениями (возможно, восковой природы) (табл. I, *1*). Все клетки спермодермы в периклинальной плоскости более или менее правильные, шестигранные, особенно в районе окрыления (табл. I, *2*). Периклинальные стенки выпуклые, морщинистые; морщинки собраны в центре в «узелок» (табл. I, *2*).

Бескрылые семена. Поверхность спермодермы с тускловатым блеском, сглаженная, рельефность выражена в меньшей степени, чем у окрыленных семян, так как антиклинальные стенки почти не выступают над общей поверхностью (табл. I, *3, 4*). Клетки спермодермы в периклинальной плоскости разные по форме — 3-гранные, ромбические, 5—6-гранные, неправильные (особенно в пограничной области смыкания корешка и семядолей) (табл. I, *4*). Периклинальные поверхности клеток чаще вогнутые, гладкие, без морщинок (табл. I, *3, 4*).

Hirschfeldia incana

Плоды у этого вида — членистые стручки, состоящие из 2 члеников: вальварного — многосеменного, вскрывающегося 2 створками, и стилярного (носика) — односеменного невскрывающегося. Внешние различия семян из этих члеников незначительны, они касаются в основном количественных показателей — линейных размеров и массы.

Семена из вскрывающихся члеников стручка. Их поверхность в основной части крупноячеистая. Особенно глубоки и отчетливо выражены ячеи в основании семени (табл. II, *1*). В средней части ячеистость выражена слабее, а внутренняя поверхность самих ячей ямчато-бугорчатая, неровная (табл. II, *2*). На более выпуклой стороне семени («спинке») ячеистость исчезает, при этом ямчатый характер поверхности сохраняется (табл. II, *3*).

Семена из носиков. Их поверхность более однородна, чем у семян из вальварных члеников, грубая за счет сильно утолщенных, мощных периклинальных и отчасти антиклинальных стенок (табл. II, *4*). На большей части спермодермы просматривается продольная ребристость (табл. II, *5*). На более выпуклой стороне семени поверхность ячеистая, сходная по скульптуре с поверхностью семян из вальварной части плода (табл. II, *6*).

Axyris amaranthoides

На особи формируются плоды 2 морфотипов: удлиненные — овальные или клиновидные по форме, коричневые, с двураздельным крыловидным выростом на верхушке и более короткие — обратнояйцевидные или округлые в очертании, на верхушке без выроста или лишь с едва заметной пленчатой закраиной (в дальнейшем первые именуем окрыленными, вторые — бескрылыми).

Окрыленные плоды. Скульптура поверхности более или менее однотипная по всему околоплоднику — продольно-ребристая. Антиклинальные

стенки эпидермальных клеток слабоизвилистые. Периклинальные стенки тонкие, более или менее прозрачные, их рельеф неровный, тонкоребристый (табл. III, *1*). Лишь к основанию плода толщина периклинальных оболочек заметно увеличивается, а рельеф их выравнивается (табл. III, *2*).

Бескрылые плоды. Их поверхность более разнообразная по длине плода. В верхней и средней частях плода она продольно-ребристо-бороздчатая, антиклинальные стенки толстые, вторичные утолщения покрывают их полностью (табл. III, *3*). В нижней части плода поверхность грубо-ячеистая, ячеи изодиаметрические с толстыми антиклинальными оболочками, периклинальные поверхности сглаженные (табл. III, *4*).

Chenopodium album

Вид характеризуется сильной полиморфностью плодов в пределах особей, различающихся степенью своего развития (высокорослые, сильноразветвленные и низкорослые, слабоветвистые растения со средней степенью развития). В пределах особи могут формироваться плоды от 2 до 4 морфотипов в зависимости от типа цветка (обоеполые и функционально женские), его места в дихазии, от порядка осей растения, ярусности растения в целом и времени созревания (Опарина, Войтенко, 1989).

Для анализа в СЭМ были использованы плоды морфотипов: 1) преобладающие на растении, горизонтальные, матовые, с заметно утолщенным околоплодником; 2) встречающиеся на растении в меньшем процентном соотношении, вертикальные, со слабым блеском, с тонким легко слущивающимся околоплодником.

Плоды с утолщенным околоплодником. Общий характер поверхности складчато-ячеистый (табл. III, *5*). Складки ячей выражены не сильно, антиклинальные стенки слабо выдаются над общей поверхностью, местами они не заметны, и от этого ячеи кажутся разорванными. Поверхность периклинальных стенок с крупными и редко расположенными эмергенцами, сглаженная или со слабо заметными полукружными тонкими складками и крупными кристалликами соли (табл. III, *6*).

Плоды с тонким околоплодником. Общий характер поверхности складчато-ячеистый, но складки ячей (антиклинальные стенки эпидермальных клеток) более четко выражены, высоко поднимаются над поверхностью, цельные (табл. III, *7*). Поверхность периклинальных стенок мелкобугорчатая и остроскладчатая. Отложения солей на поверхности мелкокристаллические (табл. III, *8*).

Atriplex nitens

Гетерокарпия у этого вида коррелирует с разнотипностью цветков (гетерантией). На особи развиваются женские голые цветки, окруженные брактеями, и обоеполые цветки с околоцветником, но без брактей. Последние продуцируют мелкие горизонтальные плоды (морфотип I). В свою очередь из женских цветков формируются вертикальные плоды с окружающими их и сохраняющимися при плодах брактеями — черные и мелкие (морфотип II), светлые и крупные плоды (морфотип III) (табл. IV).

Различия в ультраструктуре поверхности плодов указанных морфотипов представлены в таблице.

Приведенные данные достаточно явственно свидетельствуют о том, что ультраструктура поверхности плодов и семян в пределах особи у изученных видов оказалась весьма нетождественной. В результате сравнительного анализа диаспор разных морфотипов между ними обнаружен целый ряд количественных и качественных различий.

Количественные различия в ультраструктуре могут быть сведены к следующим признакам: 1) степени выраженности клеточной структуры на поверхности се-

Сравнительная характеристика ультраструктуры поверхности гетероморфных плодов *Atriplex nitens*

Признак	Морфотип		
	I (плоды мелкие, горизонтальные)	II (плоды мелкие, вертикальные)	III (плоды крупные, вертикальные)
Общий характер поверхности	Ячеистый (табл. IV, *1*, *2*)	Ячеисто-морщинистый (табл. IV, *3—5*)	Складчато-бороздчатый (табл. IV, *6—8*)
Степень выраженности клеточных структур	Выражена четко	Выражена в меньшей степени и не повсеместно по сравнению с предыдущим морфотипом	Практически не выражена
Характер скульптуры поверхности	Определяется очертаниями клеток; клетки более или менее округлые или овальные	Определяется и клетками, и продольными морщинами	Определяется складками и бороздками
Особенности периклинальных поверхностей	Мелко-бугорчатые, относительно сглаженные (табл. IV, *2*)	Крупно-бугорчатые (табл. IV, *4*)	Складчатые (табл. IV, *7*, *8*)
Мощность околоплодника	Тонкий	Более толстый	Грубый толстый

менных и плодовых покровов; 2) степени выраженности скульптуры на поверхности семян и плодов в целом и периклинальных стенок эпидермальных клеток и ячей в частности; 3) высоты над общей поверхностью антиклинальных клеточных перегородок; 4) объема и размера восковых и солевых эпикутикулярных отложений на эпидерме; 5) мощности (толщины) наружных клеточных стенок эпидермы.

В то же время, что весьма важно, гетероморфные плоды и семена всех изученных видов имеют очень существенные качественные различия в ультраструктуре. Они касаются следующих признаков: 1) общего типа скульптуры поверхности (например, у *A. nitens* в зависимости от морфотипа плодов их поверхность бывает ячеистой, ячеисто-морщинистой и складчато-бороздчатой); 2) формы эпидермальных клеток в периклинальной плоскости; 3) типа скульптурных утолщений периклинальных стенок эпидермальных клеток; 4) разнообразия или, наоборот, однотипности ультраструктуры в пределах всей поверхности диаспоры; 5) наличия или отсутствия на эпидерме разного рода эмергенцев.

Таким образом, кодекс макроморфологических признаков различий гетероморфных диаспор заметно обогащается за счет ультраструктурных признаков неоднородности. Особенно это полезно для избранных нами объектов, у которых диагностирование морфотипов диаспор в пределах особи ограничено нешироким диапазоном макроморфологических структур, к тому же выраженных не столь ярко и резко, как у ряда других гетерокарпных растений.

Обсуждение результатов

Для самой общей оценки полученных результатов вернемся к вопросу, поставленному в начале статьи: всегда ли сканирующая электронная микроскопия плодов и семян является гарантом получения доступных и надежных признаков для диагностики и таксономии. Не подлежит сомнению то, что критерием ценности последних должны стать их достоверность и относительное постоянство, т. е. изменчивость ультраструктур лишь в узком диапазоне в пределах каждого таксона.

Изученные нами объекты демонстрируют устойчивую полиморфность (ди- или триморфизм) ультраструктуры в пределах особи. Вот почему со всей определенностью должен быть поставлен вопрос о степени консервативности в целом ультраструктурных признаков поверхности растений. Он особо не обсуждался в литературе и по существу был принят априори. Достоверный ответ на него

могут дать, конечно, лишь дальнейшее и всестороннее накопление материала по СЭМ растительных объектов и его критический анализ. С другой стороны, сразу необходимо предостеречь исследователей ультраструктурных признаков с систематическими целями, когда они имеют дело с объектами, подобными здесь обсуждаемым. Есть вероятность сделать неверные заключения, если в поле зрения попадет лишь какая-то одна фракция плодов или семян.

Гетерокарпия и гетероспермия как генетически обусловленные признаки вида предполагают наличие на особи диаспор разного эволюционного уровня и специализации — анцестрального (первичного) типа и производных (вторичных). С теоретической точки зрения небезынтересно выяснить, как менялась ультраструктура поверхности при переходе от диаспор исходного морфотипа ко вторичным.

Диаспорами вторичного морфотипа у изученных крестоцветных являются бескрылые семена у *Diptychocarpus strictus*, как развивающиеся в плодах явно вторичного типа (утративших способность к вскрыванию), и семена из носиков у *Hirschfeldia incana,* так как последние развиваются в основном из пестичных столбиков — структур, исходно стерильных.

Среди представителей маревых вторичными следует признать плоды следующих морфотипов: бескрылые у *Axyris amaranthoides* (процесс исчезновения окрыления у плодов этого морфотипа прослеживается даже в онтогенезе), плоды с тонким околоплодником у *Chenopodium album,* формирующиеся из цветков, более специализированных (функционально женских в отличие от плодов других морфотипов, развивающихся из истинно обоеполых цветков), наконец, у *Atriplex nitens* плоды морфотипов II, и особенно III, поскольку они формируются из явно вторичных типов цветков с полностью исчезнувшими околоцветниками в отличие от плодов морфотипа I, развивающихся из цветков с сохраняющимся околоцветником.

Если проанализировать под таким углом зрения весь комплекс признаков ультраструктуры поверхности у изученных видов, то можно прийти к двум важным заключениям.

Одно из них состоит в том, что у диаспор вторичного морфотипа обнаруживается заметная преемственность признаков ультраструктуры диаспор первичного морфотипа. Так, у бескрылых семян *Diptychocarpus strictus* наряду с 3-, 4- и 5-гранными формами клеток на поверхности сохраняются и правильные 6-гранные формы, типичные для семян исходного морфотипа (окрыленные семена). Ячеистый характер поверхности, сохраняющийся, хотя и частично, на выпуклой стороне семян из носиков *Hirschfeldia incana* (вторичный морфотип), унаследован ими от семян из вальварной части стручка (первичный морфотип), где такая структура поверхности является типичной. Особенно наглядно рекапитуляцию исходных признаков иллюстрируют диаспоры *Atriplex nitens*, у которого имеются переходные плоды (морфотип II), сочетающие в ультраструктуре признаки старые, свойственные плодам морфотипа I, и одновременно показывающие зарождение признаков новых, проявляющихся в полном объеме у плодов наиболее продвинутого в историческом отношении морфотипа III (см. таблицу).

С другой стороны, проведенный анализ ультраструктуры поверхности позволяет наметить некоторые направления ее эволюционной специализации, имевшие место у гетерокарпного вида при переходе от исходных диаспор ко вторичным. Эта специализация укладывается в следующие тренды:

1) переход от поверхности с сильно и четко выраженной рельефностью к поверхности слаборельефной или более или менее сглаженной (*Diptychocarpus strictus*);

2) наличие эпикутикулярных отложений на поверхности диаспор (кристалликов воска, соли и т. п.) или выростов ⟶ заметное сокращение их числа и размеров или полное их отсутствие (*D. strictus, Chenopodium album*);

3) общий характер поверхности в целом с более или менее однотипной скульптурой ⟶ характер поверхности на протяжении диаспоры более или менее разнородный (*Diptychocarpus strictus, Axyris amaranthoides, Chenopodium album*);

4) периклинальные стенки эпидермальных клеток поверхности более или менее тонкие, прозрачные ⟶ периклинальные стенки со вторичными утолщениями (*Hirschfeldia incana, Axyris amaranthoides, Atriplex nitens*);

5) антиклинальные стенки эпидермальных клеток более или менее тонкие ⟶ ⟶ антиклинальные стенки вторично утолщенные (*Hirschfeldia incana, Axyris amaranthoides, Atriplex nitens*).

Отмеченные изменения ультраструктуры поверхности вместе с тенденциями эволюционных перестроек в морфологии и анатомии диаспор позволят полнее и глубже выявить картину филоморфогенеза карпологических структур у гетерокарпных видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е., Манакян В. А. К карпобиологии *Diptychocarpus strictus* (Fisch.) Trautv. в связи с гетерокарпией // Изв. АН АрмССР. Сер. биол. наук. 1965. Т. 18. № 2. С. 47—55. — *Войтенко В. Ф.* Формы гетерокарпии в семействе *Brassicaceae* и их эволюционная оценка // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 10. С. 1428—1439. — *Войтенко В. Ф.* Новое местонахождение *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. в Туркмении и некоторые вопросы ее карпоэкологии // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1969. № 5. С. 79—81. — *Войтенко В. Ф.* Основные черты дисперсии гетерокарпных крестоцветных // Вопр. биологии семенного размножения. Ульяновск, 1974. С. 67—90. — *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия (гетеродиаспория) у покрытосеменных растений: анализ понятия, классификация, терминология // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 281—297. — *Джунипер Б. Э., Джеффри К. Э.* Морфология поверхности растений. М.: Агропромиздат, 1986. 160 с. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Опарина С. Н., Войтенко В. Ф.* О некоторых морфогенетических закономерностях формирования гетероморфных плодов у видов *Chenopodium* и *Atriplex* // Теоретическая и прикладная карпология. Кишинев: Штиинца, 1989. С. 72—73. — *Пискунов В. П.* К вопросу о гетерокарпии у аксириса щирицевидного (*Axyris amaranthoides* L.) // Вопр. биологии семенного размножения. Ульяновск, 1968. С. 188—192. — *Пискунов В. П.* Динамика выхода из покоя гетероморфных семян у аксириса щирицевидного (*Axyris amaranthoides*) // Уч. зап. Ульяновск. пед. ин-та. Сер. биол. Ульяновск, 1973. Т. 27. № 7. С. 87—96. — *Снигиревская Н. С.* Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 549—558. — *Холоденко Б. Г.* Формирование семян у аксириса и садовой лебеды // Агробиология. 1952. № 2. С. 135—138. — *Becker H.* Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies // Beih. Bot. Zentralbl. 1913. Bd 29. S. 21—143. — *Heywood V. H.* The characteristics of scanning electron microscope and their importance in biological studies. London; N. Y.: Academ. Press, 1971. 332 p. — *Williams J. T., Harper J. L.* Seed polymorphism and germination. I. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album* // Weed Res. 1965. Vol. 5. N 2. P. 141—150.

Ульяновский педагогический институт
Институт биологии Карельского научного центра АН СССР
Петрозаводск

Получено 22 II 1991

SUMMARY

The comparative scanning electron microscope investigation of seeds and fruits of heterocarpous plants has been carried out for the first time. The results of the analysis of heteromorphic seeds in two *Brassicaceae* species and fruits of three *Chenopodiaceae* species are presented. The code of macromorphological characters of diaspores has been supplemented considerably by the ultrastructural data on their surface. The latter are subdivided into two groups — the quantitative and qualitative, which are species-specific in the degree of their expression. The problem put forward here is: whether it is correct to use ultrastructural characters of plant surface in diagnostics and taxonomy. Some trends in surface ultrastructural changes during the transition from diaspores of the primary morphotype to the evolutionary advanced and specialized ones are outlined.

УДК 582.396.2 [581.84 + 581.43]

А. И. Прокопив, С. А. Волгин

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОРНЯ *GENTIANA ASCLEPIADEA* И *GENTIANA LUTEA* (*GENTIANACEAE*)

A. I. PROKOPIV, S. A. VOLGIN. THE AGE-DEPENDENT CHANGES IN ROOT ANATOMICAL STRUCTURE OF *GENTIANA ASCLEPIADEA* AND *GENTIANA LUTEA* (*GENTIANACEAE*)

Рассмотрена последовательность временных изменений анатомии корня *Gentiana asclepiadea* и *G. lutea*. Описан новый тип покровной ткани — метадерма. Вторичная метадерма у *G. asclepiadea* полностью заменяет перидерму, сохраняющуюся у *G. lutea*. Установлены анатомические признаки, позволяющие диагностировать растительное лекарственное сырье изученных видов.

Анатомическое строение корней и его возрастные изменения сравнительно редко привлекают внимание исследователей (Uhlarz, 1982; Hagemann, 1983). Даже корни представителей рода *Gentiana* L. (*Gentianaceae*), используемые как лекарственное сырье, изучены слабо. Однако в справочных сводках (Solereder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1950) для корней горечавковых приведен ряд интересных особенностей анатомического строения: сильная паренхиматизация проводящих тканей, наличие включенной флоэмы во вторичной древесине, интенсивно делящиеся радиальными перегородками клетки эндодермы, способной выполнять функцию первичной покровной ткани; образование вторичной покровной ткани — пробки обнаружено лишь у единичных представителей семейства. Эти сведения основаны на сравнительно немногочисленных специальных исследованиях прошлого века.

Первые сведения об анатомии корней горечавок приводит J. E. Weiss (1880a), описавший включенную флоэму у *Gentiana lutea* L. Он же связал ее образование с необходимостью дополнительного транспортного пути пластических веществ в запасающих корнях (Weiss, 1880b). Заложение включенной флоэмы позднее обнаружили также в корнях *G. cruciata* L., *G. pannonica* Scop., *G. punctata* L., *G. purpurea* L. и *G. asclepiadea* L. (Meyer, 1883; Jost, 1890; Щербачев, 1939; Luchan, 1955).

Описания возрастных изменений первичной коры и системы покровных тканей корней горечавковых очень фрагментарны. Единственную попытку проследить за ранними этапами формирования последней предпринял A. Meyer (1883) у *G. lutea*. Он описал ризодерму («эпидерму») с сильно утолщенными наружными стенками клеток, а также наружную и внутреннюю эндодермы, между которыми заключена рыхлая паренхимная мезодерма. По самому содержанию понятия анатомо-топографической зоны «наружная эндодерма» Meyer (1883) соответствует экзодерме. Оболочки составляющих ее клеток утолщаются и суберинизируются, а сами клетки на поздних этапах развития разделяются 1—2 радиальными, неутолщенными и неопробковевшими перегородками. Такое же строение имеет истинная («внутренняя») эндодерма, клетки которой на поздних этапах развития делятся на 4—5 более мелких клеток. Функции первичных покровных тканей

последовательно выполняют ризодерма, а затем после слущивания наружных тканей — экзодерма и эндодерма. Последнюю непосредственно сменяет пробка, образованная феллогеном, который закладывается в наружных слоях перицикла («перикамбия») и не образует феллодермы. Д. М. Щербачев (1939) не обнаружил перидермы у *G. asclepiadea,* описав, впрочем, покровную ткань старых корней этого вида лишь как бурую полоску неравномерной толщины. M. Luchan (1954, 1955) признала существование перидермы лишь у представителей секции *Gentiana.* Зрелые корни горечавок секций *Pneumonanthae* Bunge, *Frigidae* Kusn., *Aptera* Kusn. и др., по ее мнению, покрыты эндодермой, клетки которой вытянуты тангенциально и поделены многочисленными (до 24) радиальными, неутолщенными и неопробковевшими перегородками, названными опорными.

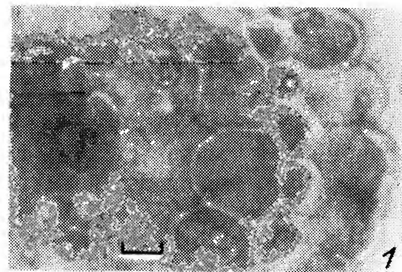
Существующие описания системы покровных тканей корня у представителей рода *Gentiana* и последовательности их формирования ставят ряд интересных вопросов. Во-первых, может ли модифицированная эндодерма выполнять функцию покровной ткани в сильно утолщенных многолетних запасающих корнях? Во-вторых, если эти корни покрыты отличной от эндодермы покровной тканью, то каково ее отношение к пробке, покрывающей корни некоторых видов рода? Для решения этих вопросов нами исследованы возрастные изменения анатомического строения корней *G. asclepiadea* из секции *Pneumonanthae* и *G. lutea* из секции *Gentiana.*

Материал и методика

Материал для исследования собран в Раховском р-не Закарпатской обл.: склоны гор Менчул (1550 м над ур. м.) и Шешул (1200—1300 м над ур. м.) — *G. asclepiadea*; полонины Рогнеска (1350 м над ур. м.) и Шумнеска (1400 м над ур. м.); склоны горы Павлык (1400 м над ур. м.) — *G. lutea*; в Сколевском р-не Львовской обл.: окрестности с. Камянка (540—560 м над ур. м.) — *G. asclepiadea.* Отмытые корни разного возраста, собранные во все времена года, фиксировали в 70%-м спирте и фиксаторе FAA (Sass, 1951). Поперечные и продольные срезы делали опасной бритвой от руки и с помощью санного микротома. При изготовлении временных препаратов срезы обрабатывали флороглюцином и соляной кислотой, раствором IKI или суданом-III. Постоянные препараты срезов толщиной 10—15 мкм, окрашенные сафранином и гематоксилином по Деляфильду, изготовляли по общепринятой методике (Прозина, 1960). Рисунки выполнены с помощью универсального рисовального аппарата фирмы «Karl Zeiss» (Jena), микрофотографии — микрофотонасадкой той же фирмы.

Результаты исследования

По модели побегообразования *G. asclepiadea* относится к симподиально-длиннопобеговой группе видов, а *G. lutea* — к симподиально-полурозеточной (Серебрякова, 1979). Корневая система взрослых особей *G. aslepiadea* и *G. lutea* состоит из придаточных корней и их разветвлений. Функционально они дифференцированы на толстые многолетние запасающие корни и на более тонкие, которые на ранних этапах развития выполняют всасывающую, а затем только проводящую функции. Функциональная специализация корней не очень строгая, особенно у *G. asclepiadea*, и между запасающими и проводящими корнями существуют все переходные формы. Как запасающие функционируют корни более низких, а как проводящие и всасывающие — более высоких порядков ветвления. В анатомическом строении корней разных порядков ветвления также наблюдаются постепенные переходы, поэтому описание, когда это не оговорено специально, относится к корням обоих крайних типов.



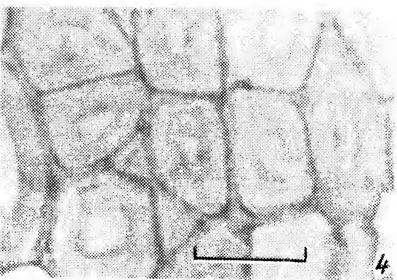
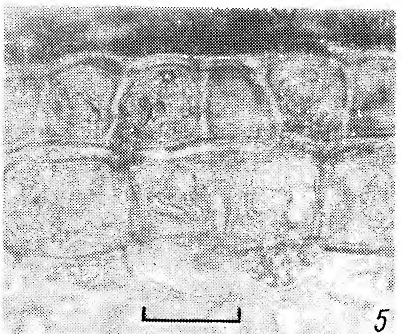
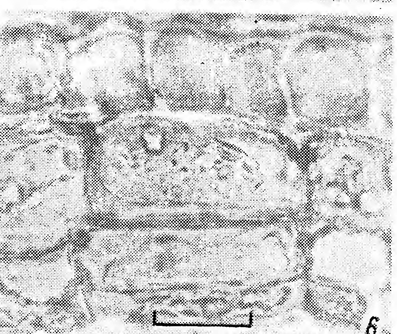





Таблица.

Gentiana asclepiadea: *1* — первичное анатомическое строение всасывающего корня, *2* — ризодерма и первичная кора, *3* — 2 слоя атипичной вторичной покровной ткани, *4* — механические элементы вторичной древесины. *Gentiana lutea*: *5* — вторичная атипичная покровная ткань, *6* — заложение перидермы под атипичной покровной тканью. Масштабная линейка: *1*—*6* — 0.025 мм.

Gentiana asclepiadea. Молодой корень обладает ризодермой из несколько вытянутых в радиальном направлении прозенхимных клеток с утолщенными внешними стенками, не образующими корневых волосков (см. таблицу, *1*, *2*). Прилегающие к ризодерме клетки 1-слойной экзодермы в поперечном сечении полигональные и изодиаметрические, с более равномерно, чем у клеток ризодермы, утолщенными оболочками. Первичная кора состоит из 2—3 слоев

паренхимных клеток, между которыми сильно развиты межклетники. Эндодерма 1-слойная, ее клетки в поперечном сечении изодиаметрические, с равномерно утолщенными суберинизированными оболочками. Пояски Каспари нами не обнаружены, однако их, вероятно, можно наблюдать на более ранних стадиях дифференциации клеток. Перицикл состоит из 2—3 слоев мелких тонкостенных клеток. Первичная ксилема диархная, реже — триархная. В центре корня часто проводящие элементы не дифференцируются. Во всасывающих и проводящих корнях здесь развиваются механические элементы, а в запасающих — паренхима ложной сердцевины. Для корней первого типа вообще характерно сильное развитие механических элементов вблизи трахеальных элементов первичной ксилемы. Проводящие элементы первичной флоэмы располагаются между лучами первичной ксилемы.

На более позднем этапе развития корня происходит значительное утолщение стенок, особенно наружных, клеток экзодермы. Они несколько растягиваются в тангенциальном направлении и делятся на 2—6 клеток радиальными, а затем иногда и поперечными перегородками (см. таблицу, *2*). Вся группа возникших клеток сохраняет очертания материнской (рис. 1, *Д*). Закладывающиеся антиклинальные перегородки не утолщаются и не опробковевают, тогда как окружающая их оболочка материнской клетки со временем слегка суберинизируется. После слущивания ризодермы экзодерма функционирует как покровная ткань. Одновременно в первичной коре увеличиваются межклетники, ее клетки делятся и увеличиваются в размере. В некоторых корнях они содержат гифы эндомикоризных грибов. Клетки эндодермы также сильно растягиваются в тангенциальном направлении, их оболочки утолщаются и опробковевают. Как и экзодермальные, они делятся радиальными, но более многочисленными (до 10), а также поперечными перегородками, которые тоже не утолщаются и не опробковевают (рис. 1, *Е*). Такие деления не характерны для пропускных клеток, лежащих против лучей первичной ксилемы. Несмотря на суберинизацию оболочек материнских клеток, эндодерма, как и экзодерма, остается живой тканью. Некоторое время модифицированные экзодерма и эндодерма сосуществуют, а затем после слущивания наружных тканей эндодерма начинает выполнять покровную функцию (рис. 1, *А*, *В*).

После заложения камбия и начала вторичного утолщения корня перицикл становится многослойным за счет периклинальных делений клеток. Вторичная ксилема проводящих корней паренхиматизирована слабо, тогда как в запасающих паренхимные клетки составляют основную массу элементов вторичной древесины. Вторичная флоэма паренхиматизирована в корнях обоих типов (рис. 1, *А*).

Вторичное утолщение всасывающих и проводящих корней незначительно, и развитие системы их покровных тканей заканчивается слущиванием наружных слоев корня до эндодермы. Во всяком случае корней со слабо паренхиматизированным центральным цилиндром и иными типами покровных тканей не обнаружено. В запасающих корнях деятельность камбия интенсивнее и продолжительнее, поэтому модифицированная эндодерма длительное время не выполняет покровную функцию. Нами обнаружено, что прилежащие к эндодерме клетки многослойного перицикла сильно дилатируют и многократно делятся радиальными перегородками. Возникающие группы клеток сохраняют очертания вытянутой тангенциально клетки перицикла (рис. 1, *Ж*) и внешне действительно напоминают аналогичные группы клеток модифицированной эндодермы. Делящиеся клетки перицикла менее вытянуты, чем клетки экзодермы и эндодермы, поэтому закладывающиеся в них радиальные перегородки ориентированы правильнее. Возможны поперечные деления клеток группы. Характер утолщения и опробковения клеточных стенок аналогичен таковому в модифицированной эндодерме. Возникшая атипичная покровная ткань (рис. 1, *Г*) остается живой и после слущивания эндодермы. Утолщение корня сопровождается регулярным зало-

жением новых слоев упомянутой ткани сначала в перицикле, а затем в паренхиматизированной вторичной флоэме, либо непосредственно под предшествующим слоем, либо под несколькими слоями клеток. Иногда 2 слоя атипичной покровной ткани, разделенных паренхимными клетками, некоторое время сосуществуют (см. таблицу, *3*). Типичной перидермы, таким образом, в корнях *G. asclepiadea* не обнаружено. Однако у одного из исследованных образцов в поверхностных тканях корня обнаружены очаги неправильных делений клеток, приводящие к возникновению бугорков. От этих очагов в прилежащие слои перицикла распространяются более или менее правильные периклинальные деления (рис. 1, *И*), приводящие к возникновению групп из 2—4 радиально расположенных таблитчатых клеток. Их оболочки суберинизированы и одревесневают. Образование такой пробкоподобной ткани, вероятно, связано с повреждением корня и у подавляющего большинства образцов не обнаружено.

Основную массу старых запасающих корней (рис. 1, *Б*) составляет сильно паренхиматизированная вторичная древесина. Оболочки клеток древесной паренхимы несколько утолщены, но не одревесневают. Трахеальные элементы расположены на поперечном срезе по одному или небольшими группами (по 2—3 сосуда) в радиальном ряду. В старых корнях вторичная древесина наряду с проводящими и паренхимными элементами содержит механические клетки с сильно утолщенными одревесневшими оболочками (см. таблицу, *4*), пересеченными поровыми каналами. Механические элементы собраны в компактные, вытянутые тангенциально группы (рис. 1, *Б*).

Среди древесинной паренхимы, кроме того, разбросаны группы флоэмных элементов (рис. 1, *З*). Они включают в себя более мелкие, чем в древесине, паренхимные клетки, а также несколько члеников ситовидных трубок с клетками-спутниками. Эти группы занимают в радиальных рядах элементов вторичной древесины, отложенных камбием, место одной клетки и, следовательно, образованы за счет деления одной производной камбиальной инициали. Иногда такие группы дифференцируются из соседствующих клеток.

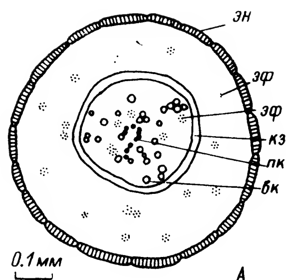
В сильно паренхиматизированной вторичной флоэме проводящие элементы располагаются такими же группами среди крупных запасающих клеток.

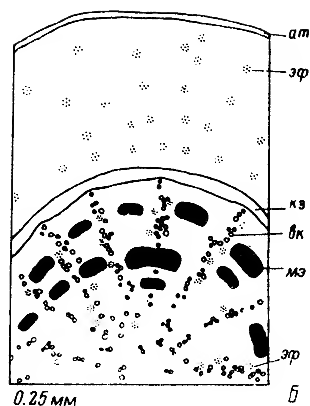
Gentiana lutea. Наружные стенки клеток ризодермы этого вида утолщены гораздо сильнее и также суберинизированы (рис. 2, *А, Б*). Экзодерма имеет примерно такое же строение, как и у *G. asclepiadea,* но ее клетки на поздних этапах развития лишь иногда делятся на 2 дочерние. В строении первичной коры, эндодермы и центрального цилиндра молодого корня, а также в их возрастных преобразованиях существенных различий с описанным ранее видом не обнаружено.

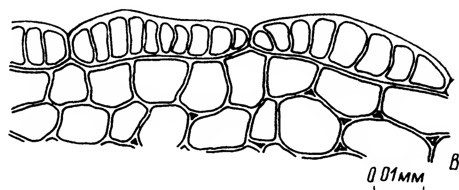
После превращения эндодермы в покровную ткань корня в перицикле осуществляются антиклинальные и периклинальные деления и он становится многослойным. Перидерма закладывается в перицикле не сразу. Клетки его наружных слоев, как и в корне *G. asclepiadea*, образуют атипичную покровную ткань, слои которой также сменяют друг друга, пока корень не достигнет ~2 мм в диам. (рис. 2, *В*). Лишь после этого в прилежащих клетках перицикла происходят правильные периклинальные деления, приводящие к формированию перидермы (см. таблицу, *6*), приходящей на смену атипичной покровной ткани (рис. 2, *Д*).

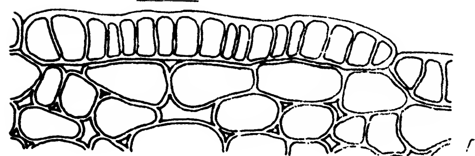
Рис. 1. *Gentiana asclepiadea*: схема вторичного анатомического строения запасающего корня с покровной тканью — эндодермой (*А*) и атипичной вторичной покровной тканью (*Б*); эндодерма как покровная ткань (*В*) и атипичная вторичная покровная ткань (*Г*) на поперечном срезе; экзодерма (*Д*), эндодерма (*Е*) и вторичная атипичная покровная ткань (*Ж*) на тангенциальном срезе; включенная флоэма (*З*) и раневая перидерма (*И*) на поперечном срезе.

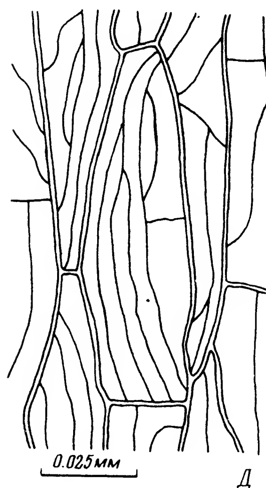
Условные обозначения к рис. 1—2: *ат* — атипичная вторичная покровная ткань; *вк* — вторичная ксилема; *кз* — камбиальная зона; *кс* — клетка-спутник; *мз* — мезодерма; *мэ* — механические элементы; *пб* — пробка; *пк* — первичная ксилема; *пр* — пропускные клетки; *пф* — первичная флоэма; *пц* — перицикл; *пх* — паренхима; *рз* — ризодерма; *рп* — раневая перидерма; *сд* — сосуд; *ст* — ситовидная трубка; *эк* — экзодерма; *эн* — эндодерма; *эф* — группы проводящих элементов вторичной флоэмы.

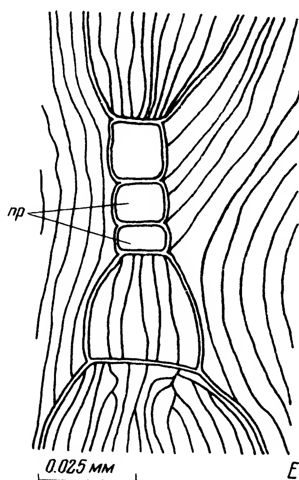

эн
эф
эф
кз
пк
вк
в
0.1 мм
А

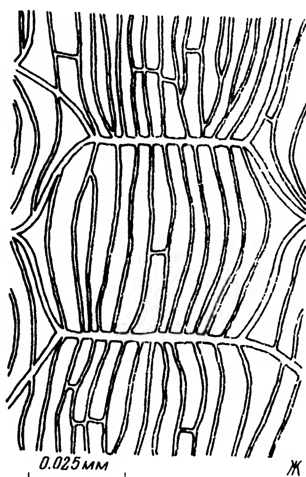

ат
эф
кз
вк
мэ
эф
0.25 мм
Б

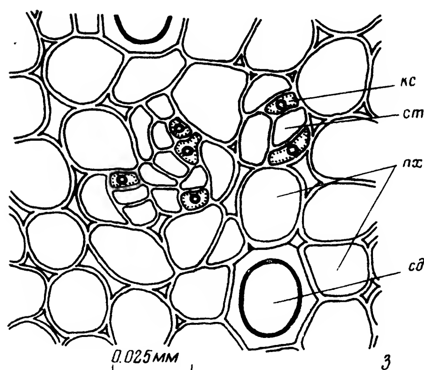

0.01мм
В

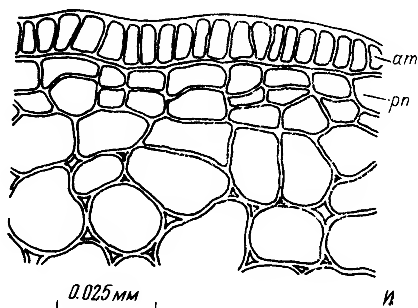

Г


0.025мм
Д


пр
0.025 мм
Е


0.025 мм
Ж


кс
ст
пх
сд
0.025мм
З


ат
рп
0.025мм
И

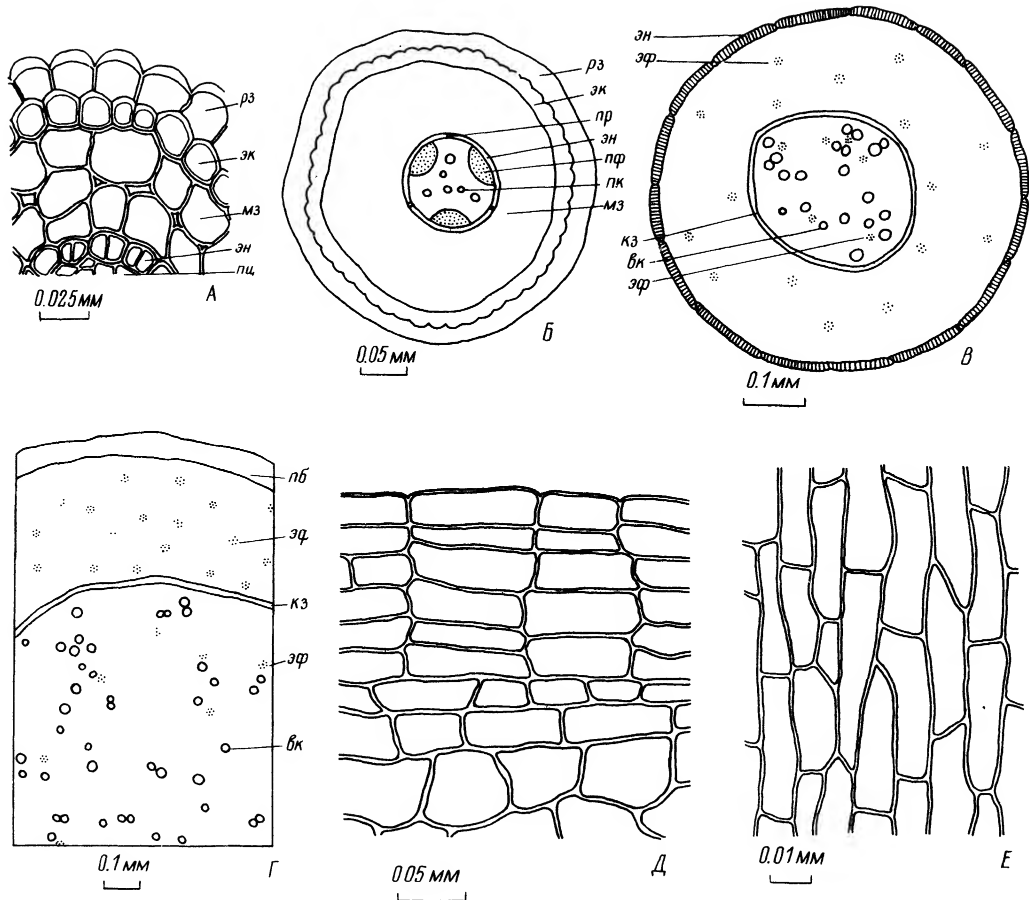


Рис. 2. *Gentiana lutea*: ризодерма и первичная кора (*А*), схемы анатомического строения запасающего корня с ризодермой (*Б*), эндодермой (*В*) и перидермой (*Г*) как покровной тканью; перидерма на поперечном (*Д*) и тангенциальном (*Е*) срезах.

Пробковый слой у взрослого корня состоит из 5—6 тонкостенных клеток в радиальном ряду, которые иногда делятся продольно. На тангенциальных срезах пробки (рис. 2, *Е*) видно, что ее клетки не образуют очерченных групп, существование которых могло бы свидетельствовать о возникновении нескольких инициалей феллогена из 1 клетки перицикла.

Строение вторичных проводящих тканей мало отличается от описанного для *G. asclepiadea* (рис. 2, *Г*). Существенные различия наблюдаются лишь в составе вторичной древесины. У *G. lutea* она полностью лишена специализированных механических элементов.

В запасающих корнях *G. asclepiadea* и *G. lutea* не обнаружены отложения крахмала, белков либо жироподобных веществ. В клетках лубяной и древесинной паренхимы *G. lutea*, особенно прилежащих к сосудам, а также в периферических клетках перицикла содержатся многочисленные округлые включения. Точно определить их химическую природу не удалось. Meyer (1883) считал эти включения кристаллизовавшимися сахароподобными веществами. Некоторые клетки древесинной паренхимы *G. asclepiadea* содержат несколько коротких игловидных кристаллов оксалата кальция. Включения оксалата в клетках корня *G. lutea* вопреки указаниям Meyer (1883) обнаружить не удалось.

Обсуждение результатов

Для первичного и вторичного строения корня *G. asclepiadea* и *G. lutea* характерны одинаковая дифференциация анатомо-топографических зон, сходные тканевый состав и строение клеточных элементов тканей. При вторичном строении корни исследованных видов могут быть распознаны по следующим анатомическим признакам: наличию или отсутствию пробки, механических элементов во вторичной ксилеме, по характеру клеточных включений. В первичных тканях корня четкие различия наблюдаются лишь в строении экзодермы на поздних этапах ее развития: ее клетки у *G. asclepiadea* несколько раз делятся, тогда как у *G. lutea* остаются неделенными или делятся лишь 1 раз.

Корням исследованных видов свойствен сложный тип смены первичных покровных тканей — лишенной корневых волосков ризодермы, а также экзодермы и эндодермы, клетки которых большее или меньшее число раз делятся радиальными перегородками. Подобная дифференциация слоев первичной коры характерна для *Swertia perennis* L. (Kaussmann, 1963).

Нами установлено, что вопреки бытующим представлениям эндодерма не остается единственной и несменяемой покровной тканью многолетнего корня *G. asclepiadea.* На ее смену приходит закладывающаяся в перицикле покровная ткань, которая по строению клеток лишь внешне напоминает модифицированную эндодерму. Существенно, что эта ткань закладывается и в корне *G. lutea*, где она ранее не обнаруживалась.

Природа атипичной покровной ткани корней горечавок требует объяснения. Несмотря на опробковение клеточных оболочек и регулярную смену ее слоев в течение жизни корня, эта ткань существенно отличается от ткани типичной пробки: в ее образовании не принимает участия феллоген, ее клетки возникают в результате не периклинальных, а антиклинальных делений тангенциально вытянутых клеток перицикла и в период функционирования остаются живыми. Непосредственное сопоставление атипичной покровной ткани корней горечавок с перидермой, представляющей собой комплекс тканей, затруднительно, но в принципе возможно, если рассматривать ее возникновение как результат крайнего упрощения перидермы за счет сокращения конечных фаз развития. Тогда радиальные деления клеток перицикла можно было бы отождествить с подготовительными делениями, предшествующими образованию феллогена, который, не претерпевая периклинальных делений, непосредственно превращается в пробку специфического строения.

Такой гипотезе противоречит отсутствие суберинизации антиклинальных стенок, возникающих при делении клеток перицикла. Кроме того, в случае аномального образования перидермы у *G. asclepiadea* этому не предшествуют подобные подготовительные деления, и перидерма возникает наряду с атипичной покровной тканью, а не вместо нее. Подготовительные деления не предшествуют и заложению феллогена у *G. lutea.*

Атипичная покровная ткань, которая приходит на смену эндодерме горечавок, должна рассматриваться как вторичная ткань, так как ее возникновение непосредственно связано со вторичным утолщением, а образование ее последовательных слоев ведет к утолщению корня. Она принципиально отличается как от ткани типичной пробки, входящей в состав перидермы, так и от других типов вторичных покровных тканей, известных у покрытосеменных. Описанная покровная ткань отличается от перидермы гораздо существеннее, чем ярусная пробка и полидерма (Luchan, 1955; Эзау, 1980). Если все же рассматривать ее как особый тип перидермы, то последние ткани не будут заслуживать выделения, а объем понятия «перидерма» будет неоправданно расширен.

Обнаружение такого принципиально нового типа покровной ткани позволяет по-новому рассматривать и модифицированные экзодерму и эндодерму, выполняющие защитные функции. Радиальные деления клеток, экзодермы и эндодермы,

предшествующие их преобразованию в покровные ткани, известны у представителей многих семейств (Guttenberg, 1940; Луферов, 1982; и др.). Механизм преобразования этих тканей и особенности их строения в деталях совпадают с таковыми обнаруженной нами атипичной вторичной покровной ткани. Поэтому целесообразно рассматривать последнюю, а также модифицированные радиальными перегородками экзодерму и эндодерму, выполняющие защитные функции, как единый тип покровной ткани, которая может быть и первичной, и вторичной.

Выделение нового типа покровной ткани неизбежно связано с выбором названия для нее. Процесс видоизменения эндодермы при преобразовании ее в покровную ткань радиальными делениями клеток был назван метадермизацией (Kaussmann, 1963). Этот же термин ранее (Meyer, 1882) был использован для обозначения изменений оболочек у клеток наружных слоев первичной коры однодольных, связанных с их пропитыванием темными веществами нежировой природы в связи с выполнением ими защитной функции. В последнем значении термин «метадермизация» в настоящее время практически не используется. Поэтому мы предлагаем назвать устанавливаемый тип ткани — метадерма. Префикс «мета» очень удачно отражает следование этой ткани во времени и пространстве за типичными покровными тканями, уклонение развития и строения от последней (Кирпичников, Забинкова, 1977).

Таким образом, анатомическое строение корней *G. asclepiadea* и *G. lutea*, принадлежащих разным секциям рода, принципиально различается лишь тем, что в ряду последовательно сменяющих друг друга покровных тканей у первого вида не возникает пробки. Это различие можно объяснить редукцией перидермы, связанной с выпадением конечных этапов формирования системы покровных тканей. Такая редукция перидермы в толстых многолетних корнях оказалась возможной благодаря возникновению новой, обнаруженной нами покровной ткани — вторичной метадермы.

Выводы

1. В многолетних корнях *G. asclepiadea* и *C. lutea* на смену первичным приходит покровная ткань, отличная от известных вторичных. По механизму образования и особенностям строения клеток она идентична экзодерме и эндодерме, модифицированным радиальными делениями при превращении в наружные защитные слои корня. Эту ткань целесообразно назвать метадермой, которая по происхождению может быть как первичной, так и вторичной.

2. Среди сменяющих друг друга покровных тканей корня у *G. asclepiadea* вторичная метадерма является конечным членом ряда, тогда как у *G. lutea* ее сменяет перидерма. Характерную для *G. asclepiadea* временную последовательность покровных тканей можно рассматривать как возникшую в результате редукции перидермы — конечного члена ряда у *G. lutea.* Эта редукция оказалась возможной благодаря появлению новообразования — вторичной метадермы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кирпичников М. Э., Забинкова Н. Н. Русско-латинский словарь для ботаников. Л.: Наука, 1977. 854 с. — *Луферов А. Н.* Особенности индивидуального развития василистников из секций *Physocarpum* DC. и *Erythranda* Boivin. II. Анатомия // Биол. науки. 1982. № 8. С. 73—79. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 206 с. — *Серебрякова Т. И.* Модели побегообразования и некоторые пути эволюции в роде *Gentiana* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. № 6. С. 97—109. — *Щербачев Д. М.* К анатомическому строению *Gentiana asclepiadea* L. // Фармация. 1939. № 7. С. 17—19. — *Эзау К.* Анатомия семенных растений. Кн. I. М.: Мир, 1980. 218 с. — *Guttenberg H.* Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Berlin: Borntraeger, 1940. 369 S. — *Hagemann W.* Morphologie und Anatomie der höheren Pflanzen: Vergleichende Morphologie des

Vegetationskörpers // Progr. Bot. 1983. Bd 45. H. 1. S. 36—53. — *Jost L.* Die Zerklüftungen einiger Rhizome und Wurzeln // Bot. Zeitung. 1890. Bd 48. H. 28. S. 431—445. — *Kaussmann B.* Pflanzenanatomie. Jena: Fischer, 1963. 624 S. — *Luchan M.* Zur Wurzelanatomie unserer Alpenpflanzen. III. *Gentianaceae* // Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nathurwiss. Kl. 1954. Abt. 1. H. 163. S. 89—107. — *Luchan M.* Das Abschlussgewebe der Wurzeln unserer Alpenpflanzen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1955. Bd 68. H. 1. S. 87—92. — *Metcalfe C. R., Chalk L. K.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Oxford: Acad. Press, 1950. 1456 p. — *Meyer A.* Beiträge zur Kenntniss pharmaceutisch wichtiger Gewächse. IV. Üeber *Veratrum album* L. und *Veratrum nigrum* L. // Archiv Pharm. 1882. Bd 17. H. 2. S. 81—101. — *Meyer A.* Beiträge zur Kenntniss pharmaceutisch wichtiger Gewächse. V. Ueber *Gentiana lutea* L. und ihre nächsten Verwandten // Archiv Pharm. 1883. Bd 21. H. 8. S. 488—509. — *Sass J. E.* Botanical microtechnique / 2-th ed. Ames: Iova St. Univ. Press, 1951. 228 p. — *Solereder H.* Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart: Fischer, 1889. 980 S. — *Uhlarz H.* Morphologie und Histologie der höheren Pflanzen: Vegetative Anatomie der Spermatophyta // Progr. Bot. 1982. Bd 44. H. 1. S. 43—56. — *Weiss J. E.* Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln // Flora. 1880a. Bd 63. H. 6. S. 81—89. — *Weiss J. E.* Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln // Flora. 1880b. Bd 63. H. 7. S. 97—112.

Львовский государственный университет
им. И. Франко

Получено 17 VII 1990

SUMMARY

Rhizodermis, exodermis and endodermis, that function successively as protective tissues in the course of root development are replaced in *Gentiana asclepiadea* and *G. lutea* by an original suberized secondary protective tissue. It is initiated within the multilayered pericycle or secondary phloem as the successive layers due to the extention growth of cells in tangential direction and their anticlinal division. The similar events occur earlier in the exodermis and endodermis. The resulting tissues are refferred to here as metadermis which can be primary or secondary. In *G. lutea* the periderm is initiated which replace the secondary metadermis while in *G. asclepiadea* the periderm is reduced. The diagnostic characters of the conductive tissues for *G. asclepiadea* and *G. lutea* are determined.

УДК 581.412 : 582.542.1

Г. Т. Кандалова

ИССЛЕДОВАНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ВИДОВ *STIPAGROSTIS* (*POACEAE*) В ПЕРВИЧНОЙ ПСАММОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ (ВОСТОЧНЫЕ КАРАКУМЫ)

G. T. KANDALOVA. INVESTIGATION OF LIFE FORMS OF THE *STIPAGROSTIS* SPECIES (*POACEAE*) IN THE PRIMARY PSAMMOGENIC SUCCESSION (THE EASTERN KARA-KUM)

Исследованы безрозеточные жизненные формы 2 близкородственных видов и 2 подвидов рода *Stipagrostis* — многолетних злаков, широко распространенных в песчаных пустынях Средней Азии и Казахстана и участвующих практически во всех стадиях формирования фитоценозов. Рассмотрены воздействие на эти злаки ведущих экологических факторов и их реакция на разных уровнях организации: побега (и его частей), особи и ценопопуляции. Установлены корреляции между адаптивно важными морфологическими и вещественно-энергетическими параметрами побегов: их мощностью и репродуктивным усилием, отражающими единство и продолжительность 2 качественно различных этапов их малого цикла — вегетативного роста и генеративного развития. Выявлены морфологические критерии, определяющие степень безрозеточности побегов, а соответственно способ и интенсивность их ветвления. Описаны жизненные формы *Stipagrostis*; установлены их соотношения с типами биоморф; определены жизненные стратегии и эволюционные отношения исследуемых видов в первичной псаммогенной сукцессии.

В природных условиях хорошо исследованы плотнокустовые или дерновинные злаки (степные, горные и луговые) (Смелов, 1947; Стешенко, 1952; Белостоков, 1957; Лавренко, Свешникова, 1965; Воронцова, Жукова, 1976; и др.). Слабее изучены рыхлокустовые злаки — типичные обитатели лугов, луговых степей и лесов. Благодаря работам проблемной биологической лаборатории Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина (МГПИ) этот пробел в значительной мере восполнен (Егорова, 1972, 1980; Курченко, 1974, 1979; Ермакова, 1976, 1980; Матвеев, 1980; и др.). Исчерпывающей сводкой литературных материалов и собственных многолетних исследований, посвященных вопросам морфогенеза побегов и побегообразования злаков, является монография Т. И. Серебряковой (1971). Однако и эта работа основана на изучении преимущественно луговых и лесных злаков европейской части СССР.

Жизненные формы пустынных злаков изучены недостаточно. Сказанное относится и к роду *Stipagrostis* Nees, 4 вида которого обитают в пустынях Средней Азии и Казахстана (Цвелев, 1976). В связи с использованием этих злаков в шелкомотальном производстве рассматривались вопросы их биологии, анатомии корней и листьев, географического распространения (Василевская, Петров, 1938; Дубянская, 1938; Советкина, Пятаева, 1952). Некоторые свойства биоморф *S. pennata* (Trin.) de Winter и *S. karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel. (сезонный ритм развития, строение побегов, особенности ветвления и кущения, продолжительность жизни) изучены позднее (Нечаева, 1958; Ротов, 1964, 1969; Шульженко, 1973). В связи со строением жизненной формы и продолжительностью вегетации исследовано побегообразование *S. karelinii* (Стешенко, 1971).

Однако в определении жизненных форм *Stipagrostis* имеются существенные различия. *S. pennata* и его подвид *S. pennata* subsp. *minor* рассматриваются одними авторами как плотнокустовой (дерновинный) злак (Советкина, Пятаева, 1952; Гранитов, 1964), другими — как рыхлокустовой (Нечаева, 1958). По классификации жизненных форм растений пустыни Каракум (Нечаева и др., 1973) *S. pennata*, *S. karelinii* и *S. plumosa* (L.) Munro ex Anders относятся к рыхлокустовым дерновинным многолетникам. В предложенной несколько ранее системе жизненных форм многолетних растений-псаммофитов *S. karelinii* и *S. pennata* subsp. *minor* квалифицируются как дерновинно-ветвящиеся ксеромноголетники (Ротов, 1969). Исследование А. П. Стешенко (1971) позволило ей охарактеризовать жизненную форму *S. karelinii* как слабобезрозеточную или безрозеточную эпигеогенно-корневищно-рыхлокустовую с рассеянным типом ветвления надземных побегов. Изложенное свидетельствует о сложности данного вопроса и вызывает необходимость специального, более пристального изучения морфогенеза побегов этих злаков, особенностей их ветвления и уточнения характеристики жизненных форм. Но это не единственная и не главная задача данной работы. Основной смысл ее, как видно из аннотации, — выявление корреляций в структурно-функциональной организации побеговой системы исследуемых злаков и их адаптивное значение в экстремальных условиях псаммогенной сукцессии.

Детально изучены структура и морфогенез моноподиальных скелетных побегов — элементарных единиц побеговой системы, определяющих характер жизненной формы. Сделана попытка решить следующие задачи: 1) установить корреляции между адаптивно важными морфологическими параметрами побегов — числом и длиной фитомеров стебля и относительной длиной соцветия, отражающими единство и продолжительность 2 качественно различных этапов малого цикла — вегетативного роста и генеративного развития; 2) определить такие же связи между морфологическими и вещественно-энергетическими параметрами побегов, с одной стороны, и ведущими экологическими факторами — с другой; 3) выявить морфологические критерии, отражающие степень безрозеточности побегов и определяющие способ и интенсивность их ветвления и кущения; описать жизненные формы *Stipagrostis*; 4) найти соотношение между жизненными формами и типом биоморф с целью определения их жизненных стратегий и средовлияния; установить эволюционные отношения *Stipagrostis* в данной сукцессии.

Материал и методика

Объект нашего исследования — 2 близкородственных вида рода селин *Stipagrostis* Nees, относящегося к трибе *Aristideae*: селин Карелина *S. karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel. (местное название — эркек селин) и селин перистый *S. pennata* (Trin.) de Winter и 2 его подвида (Цвелев, 1976) — псаммофильные многолетние злаки, широко распространенные в песчаных пустынях Средней Азии и Казахстана. Селин Карелина — индикатор барханных песков различных генетических типов, распространен преимущественно в южной подзоне пустынь Турана. Селин перистый — типовой его подвид *S. pennata* subsp. *pennata* — индикатор вторично обарханенных (разбитых) песков северной подзоны (Гаель и др., 1949, 1950; Курочкина и др., 1984). Распространение его в южной подзоне пустынь ограничено зарастающими барханными песками. Редко встречается типовой подвид селина перистого в низкогорьях Южного Турана (Большой и Малый Балханы) (Цвелев, 1976). Селин малый *S. pennata* subsp. *minor* (местное название — уркачи селин) — 2-й подвид селина перистого, связанный с зарастающими барханно-бугристыми песками Южного Турана, может быть использован

в качестве индикатора степени закрепленности песков и состояния пастбищ (Нечаева, 1958; Шульженко, 1973).

По отношению к влаге исследуемые злаки можно расположить в ряд. Селин Карелина — мезоксерофит, относящийся к облигатным псаммофилам 1-го порядка (Кандалова, 1986а, б, 1987). Селин малый — ксерофит, факультативный псаммофил 2-го порядка, обладающий широкой экологической амплитудой. Селин перистый по отношению к этому ведущему фактору занимает промежуточное положение.

Исследование проводилось в Репетекском заповеднике и его окрестностях в 1976—1988 гг. в 5 фитоценозах, составляющих псаммогенно-генетический ряд и соответствующих 5 стадиям первичной псаммогенной сукцессии: эркекселиннике (S. karelinii) на крупнобарханных песках ⟶ эркекселиновом кандымнике (ЭК) (Calligonum arborescens—S. karelinii) на среднебарханных песках ⟶ уркачиселиновом кандымнике (УК) (C. caput medusae—S. pennata) на бугристых незадерненных песках ⟶ уркачиселиновом белосаксаульнике (УБ) (Haloxylon persicum—S. pennata) на бугристых слабозадерненных песках ⟶ илаковом белосаксаульнике (ИБ) (H. persicum—Carex physodes) на бугристых задерненных песках (Каплин, 1976а, б; Кандалова, 1978, 1979, 1986а, б).

Исследуемые ценопопуляции (ЦП) селинов относятся к нормальному типу (Работнов, 1950). На *I* стадии сукцессии (практически лишенных растительного покрова крупнобарханных песках) селин Карелина — эдификатор и формирует неполночленные пионерные ЦП. На *II* стадии (зарастающих барханных песках с ЭК) участвуют все 3 формы селина, причем ЦП селина Карелина близка к вырождению, ЦП селина малого находится на начальном этапе своего развития. Плотность ЦП селина перистого во времени направленно снижается, а возрастной уровень повышается. Но эти показатели изменяются значительно медленнее по сравнению с соседними ЦП. Внедряясь на *II* стадии, ценопопуляция селина малого достигает максимума численности и высокого возрастного уровня на *III*, *IV* стадиях и близка к вырождению на *V*, т. е. проходит практически весь цикл своего развития (Кандалова, 1978, 1990).

Побегообразование и жизненные формы селинов изучали, следуя Серебряковой (1971). Брали произвольно в период плодоношения 2-летние парциальные кусты от 10—15 сходных по размерам генеративных средневозрастных особей. Материал, собранный в одни и те же сроки, детально анализировали. Изучали строение побегов и их систем, характер и интенсивность ветвления и кущения с одновременной их зарисовкой. Для побегов разного типа определяли общую длину, длину метелки, число колосков в метелке, число и длину междоузлий, соотношение листьев разных формаций, емкость и строение почек. В общей сложности было проанализировано более 5 тыс. побегов и сделано 57 рисунков.

Ведущие экологические факторы, обусловливающие изменчивость селинов

Лимитирующие факторы в песчаной пустыне — влага и минеральное питание взаимосвязаны с механическим составом и мощностью корнеобитаемой толщи песка. Чем длительнее и интенсивнее перевевается песок, тем меньше в нем пылеватых частиц, лучше скважность и выше инфильтрация осадков, тем больше влаги, доступной для растений. Исследуемый ряд характеризуется направленным необратимым снижением скорости переноса песка и увеличением содержания пыли.[1] Эти показатели связаны с изменением режима ценотической замкнутости и сопровождаются адекватным сокращением жизненно важных ресурсов — влаги, минерального питания и, по-видимому, степени аэрации. Пионерные сообщества —

[1] Данные по интенсивности переноса песка и содержанию пыли приводятся по С. В. Вейисову (1969, 1977, 1978).

Рис. 1. Схема ветвления 2-летнего парицального куста *Stipagrostis karelinii* с ортотропными эпигеогенными корневищами (*А*) и *S. pennata* subsp. *pennata* (*Б*) в эркекселиновом кандымнике (Calligonum arborescens—S. karelinii).

Жизненные формы: *А* — слабобезрозеточная длиннокорневищно-рыхлодерновинно-зарослевая многолетняя поликарпическая трава с летними и озимыми апогеотропными побегами; *Б* — слабобезрозеточная длиннокорневищно-рыхлодерновинная малолетняя поликарпическая трава с летними апогеотропными побегами. *Типы побегов*: *1* — возобновления; *2* — кущения; *3* — обрастания (срединные) из зимующих почек; *3а* — те же побеги из летних почек; *4* — переходные; *5* — верховые неспециализированные; *6* — обогащения (верховые специализированные). Междоузлия: *удм* — удлиненные, *укм* — укороченные; *пк* — придаточные корни; *пт* — побеги текущегогода; *пп* — живые части побегов прошлого года; *опп* — отмершие побеги или части побегов прошлого года; *вв* — верхушки вегетативных побегов; *с* — соцветия; штриховая линия — уровень поверхности песка. Листья на рисунке не показаны.

эркекселинники и частично замкнутые (серийные) ЭК *I* и *II* стадий зарастания барханных песков (в них переносится за год от 6 до 12 т песка через 1 пог. м, содержание пыли составляет менее 1%) сменяются серийными УК и УБ на незадерненных и слабозадерненных бугристых песках (*III* и *IV* стадии сукцессии; перенос песка 500—200 кг/м/год, содержание пыли до 5%). Завершается ряд замкнутыми во всех ярусах корневых систем ИБ (*V* стадия сукцессии) на задерненных песках с развитым почвенным покровом и переносом песка 3—5 кг/м/год (Кандалова, 1987).

Рост и развитие побегов

Побеги селинов относятся по классификации Серебряковой (1971) к безрозеточным ортотропным и восходящим побегам с укороченным основанием. Число укороченных междоузлий, несущих чешуевидные и переходные листья, меняется на скелетных осях в среднем от 6—7 у селина Карелина до 5—6 у селина перистого и 3—5 у селина малого. Число удлиненных междоузлий и развитых зеленых листьев составляет соответственно 7—18, 3—11 и 2—10. Боковые побеги могут формироваться по всей длине перезимовавшей или годичной генеративной оси. К концу вегетации междоузлия одревесневают и зимуют; отмирают листья, неодревесневшие верхушки вегетативных побегов и метелки с несущей их частью оси. Надземные части скелетных побегов живут обычно 1—2 года, подземные — значительно дольше и становятся зонами возобновления или эпигеогенными корневищами (Стешенко, 1971). Нарастание побегов симподиальное.

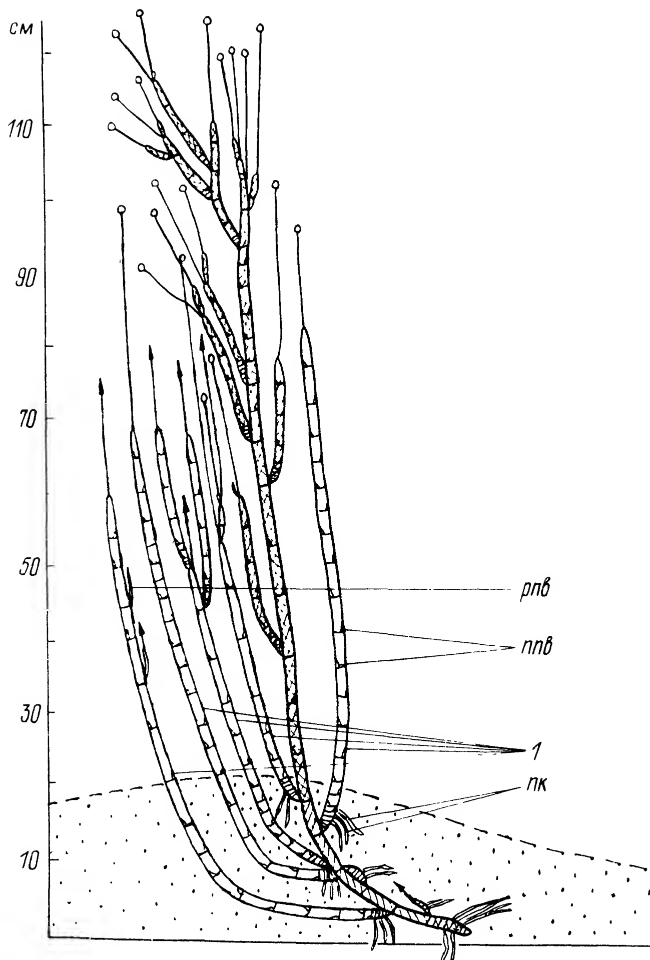


Рис. 2. Схема ветвления 2-летнего парциального куста *Stipagrostis karelinii* с плагиотропными корневищами в эркекселиннике (S. karelinii).

Жизненная форма: безрозеточная длиннокорневищно-зарослевая многолетняя поликарпическая трава с летними и озимыми апогеотропными побегами. Почки возобновления: *ппв* — покоящиеся, *рпв* — растущие. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

В зависимости от ярусного положения на материнской оси, функции и цикла развития описано 6 типов боковых побегов селинов.

1. Побеги возобновления формируются из зимующих почек на глубоко погруженной в песок (20—30 см) ортотропной или плагиотропной, преимущественно удлиненной части материнской оси. Это самые мощные, хорошо укореняющиеся, не кустящиеся и в первый год жизни рассеянно не ветвящиеся побеги характерны для селина Карелина. При ортотропном положении корневища они интенсивно ветвятся во флоральной зоне (4—6 порядков; рис. 1, *А*), а при плагиотропном — формируют слабо развитую метелку или остаются вегетативными (рис. 2).

2. Побеги кущения чаще образуются из летних почек, не имеющих периода покоя, на укороченной, не глубоко погруженной в песок (3—12 см) части материнской оси (рис. 1, *Б*; 3, *А*, *Б*). По мощности они уступают побегам возобновления, умеренно и хорошо кустятся (2—4 порядка), могут ветвиться и рассеянно. Эти побеги свойственны всем формам селинов, но наиболее характерны для селина малого в задерненных песках.

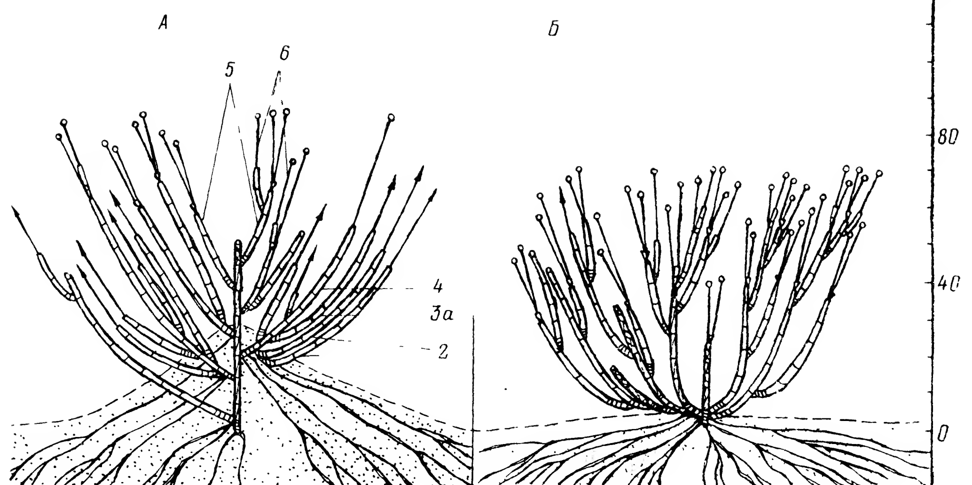


Рис. 3. Схема ветвления 2-летнего парциального куста *Stipagrostis pennata* subsp. *minor*.

А — в уркачиселиновом белосаксаульнике (Haloxylon persicum—S. pennata); *Б* — в илаковом белосаксаульнике (Haloxylon percicum—Carex physodes). *Жизненные формы*: *А* — длиннокорневищно-рыхлокустовая малолетняя поликарпическая трава с летними косо апогеотропными побегами; *Б* — короткокорневищно-рыхлокустовая многолетняя поликарпическая трава с летними косо апогеотропными и плагиотропными побегами. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Побеги возобновления и кущения составляют скелетную основу куста или дерновины. Их функция направлена на захват и удержание жизненного пространства, а также на создание значительной ассимилирующей массы.

3. Побеги обрастания (или срединные) формируются из зимующих и летних почек в средней части материнского. По ярусному положению, функции и продолжительности жизни они занимают промежуточное положение между верховыми побегами и побегами кущения; ветвятся рассеянно, обычно генеративные.

4. Переходные побеги. Ими становятся побеги обрастания при засыпании песком и укоренении (рис. 1, *Б*; 3, *А*). Они способны куститься, т. е. приобретать новую функцию — формирования парциальных кустов.

5. Верховые неспециализированные побеги образуются во флоральной зоне материнского (рис. 1, 3). Это сравнительно короткие, концентрированно и рассеянно ветвящиеся боковые побеги, функция которых направлена в основном на репродукцию семян.

6. Верховые специализированные (или побеги обогащения) формируются из летних почек рядом с метелками практически всех боковых побегов селинов (рис. 1—3). Они несут ограниченное число фитомеров, часто редуцированных до минимума (одного укороченного и метелки); способны интенсивно ветвиться (4—6 порядков), укореняться не могут, выполняют исключительно генеративную функцию. Два типа побегов селинов — кущения и переходные описаны нами впервые.

Таким образом, по мере повышения ярусного положения побегов на материнской оси ассимиляционная и ростовая функции их снижаются, а репродуктивная возрастает. Максимальная продолжительность жизни (3—4 года) наблюдается у побегов кущения селина малого в ИБ, минимальная (1.0—1.5 мес) — у побегов обогащения всех форм селина. Побеги возобновления живут обычно 2, реже — 3 года.

Своеобразие жизненных форм злаков, в том числе и селинов, т. е. способ ветвления (рассеянное, концентрированное, сочетание того и другого) и

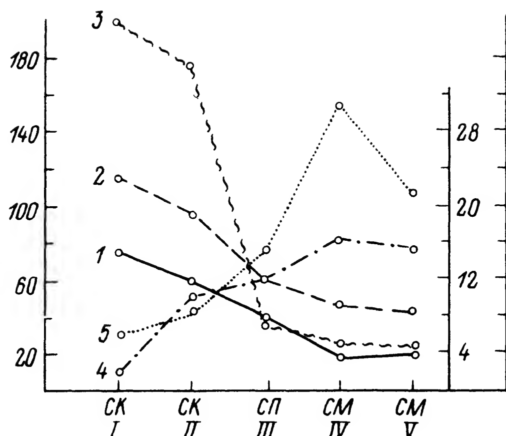


Рис. 4. Изменение адаптивно важных морфологических и вещественно-энергетических параметров скелетных побегов селинов в псаммогенно-генетическом ряду фитоценозов.

1 — длина вегетативной части побега (стебля); *2* — число фитомеров до соцветия; *3* — надземная фитомасса побега, абс. сух., г; *4* — относительная длина соцветия (частное от деления его абсолютной длины на длину стебля); *5* — репродуктивное усиление побега (число колосков, приходящихся на 1 г массы). *СК* — селин Карелина; *СП* — селин перистый; *СМ* — селин малый; *I—V* — стадии сукцессии. По осям ординат слева направо: по 1-й — длина стебля, см и репродуктивное усилие побега; по 2-й — число фитомеров стебля; по 3-й — надземная масса побега, абс. сух., г и относительная длина метелки.

интенсивность ветвления моноподиальных скелетных побегов, определяется их длиной (Серебрякова, 1971) и мощностью, коррелирующими с размерами зоны возобновления.

Емкость почек, число фитомеров до соцветия, абсолютные линейные размеры однотипных скелетных побегов направленно уменьшаются в сукцессионном ряду селин Карелина—селин перистый—селин малый (рис. 4). Относительная длина метелки (частное от деления ее абсолютной длины на длину вегетативной части), напротив, увеличивается у селинов в ряду серийных фитоценозов. Эти результаты интерпретированы как альтернативное снижению скорости и продолжительности вегетативного роста, опережающее наступление их генеративного развития. Результат установленной взаимосвязи, квалифицируемой как снижение степени безрозеточности побегов, — направленное в данном ряду ускорение темпов и сокращение цикла их развития.

Наиболее объективный показатель мощности побегов, отражающий вещественно-энергетический потенциал, — их масса. Число и длина фитомеров стебля и надземная масса скелетных побегов изменяются в сукцессионном ряду параллельно, уменьшаясь от селина Карелина к селину перистому и селину малому в УБ (рис. 4). Эти изменения параметров связаны по типу трофического прямодействия с ведущим экологическим фактором — степенью подвижности субстрата, соответствующей определенному режиму ценотической замкнутости. Иными словами, чем мощнее (длиннее и толще) при прочих равных условиях скелетный побег, т. е. автономнее его минеральное питание, тем позже он переходит в генеративное состояние и тем более длительный жизненный цикл он имеет.

Изменение абсолютно сухой массы генеративного побега в ряду селин Карелина—селин перистый—селин малый (ИБ) выражается цифрами 3.5—0.74—0.43 г; изменение плодовитости или потенциальной семенной продуктивности (числа колосков в метелке) — 185.3—55.7—45.1 соответственно, т. е. между этими показателями существует прямая корреляция. Репродуктивное усилие данных побегов (число колосков, приходящееся на единицу массы) связано с их массой альтернативной зависимостью. Его изменение однозначно связано с изменением относительной длины метелки (рис. 4) и так же отражает темпы генеративного развития побегов.

Таким образом, степень безрозеточности скелетных побегов — величина, обратная относительной длине соцветия, — направленно уменьшается у селинов в первичной псаммогенной сукцессии. Это изменение связано в серийных фитоценозах с увеличением репродуктивного усилия, ускорением темпов и сокращением цикла их развития и коррелирует с дигрессией надземной массы.

Темпы и продолжительность цикла развития побегов селина малого в сформированных или замкнутых фитоценозах (ИБ) обусловлены действием интегральных параметров роста и развития парциальных кустов.

Описанное изменение массы боковых побегов селинов в данной сукцессии — результат уменьшения автономности их питания вследствие изменения размеров и направления роста зоны возобновления. Направленное снижение интенсивности переноса песка в сукцессионном ряду обусловливает адекватное сокращение размеров (от 10—40 см у селина Карелина до 1—3 см у селина малого в ИБ) и числа почек (от 4—6 и более до 1—3 соответственно) зоны возобновления скелетных побегов (см. таблицу). В связи с этим так же направленно (от преимущественно акротонного или акромезотонного до базитонного) меняется и ярусное положение зоны на материнской оси.

Классификация жизненных форм селинов в псаммогенно-генетическом ряду фитоценозов

Структура и направление роста зоны возобновления скелетных побегов	Жизненные формы селинов и фитоценозы				
	безрозеточная	слабобезрозеточная			
	поликарпическая трава				
	длиннокорневищная				короткокорневищная многолетняя
	многолетняя		малолетняя		
	с летними и озимыми		с летними		
	апогеотропными побегами			косо апогеотропными побегами	косо апогеотропными и плагиотропными побегами
	зарослевая	рыхлодерновинно-зарослевая или рыхлодерновинная	рыхлодерновинная	рыхлокустовая	рыхлокустовая
	селин Карелина		селин перистый	селин малый	
	эркеселинник	эркеселиновый кандымник		уркачиселиновый белосаксаульник	илаковый белосаксаульник
Длина, см	10—40	10—30	6—12	9—18	1—3
Интенсивность кущения, порядок	0	0—1	1—2	2—3	2—5
Число почек	4—6 и более	2—5	1—2	2—4	1—3
Ярусное положение на материнской оси	От акро- до базитонного	Акромезотонное	Мезотонное	Мезобазитонное	Базитонное
Глубина от поверхности песка, см	5—20	3—35	3—12	3—25	0—5
Направление роста	Плагиотропное	Апогео- и плагиотропное	Апогеотропное	Косо апогеотропное	От косо апогео- до плагиотропного

Перечисленные изменения в структуре зоны возобновления вызывают сокращение линейных размеров, коррелятивное усиление кущения и меняют направление роста побегов с апогеотропного у селинов Карелина и перистого на косо апогеотропное у селина малого (см. таблицу). Таким образом, размеры, ярусное положение и направление роста зоны возобновления скелетных побегов, с одной стороны, наиболее четко реагируют на изменение ведущих экологических факторов, т. е. являются важными адаптивными признаками, с другой — определяют способ и интенсивность ветвления и кущения или особенности жизненных форм исследуемых злаков. На этом основании перечисленные морфопараметры и были взяты нами за основу для классификации жизненных форм селинов.

Жизненные формы селинов

По способу ветвления побеги исследуемых селинов, насколько нам известно, не имеют аналогов среди злаков, описанных в отечественной литературе. Их нельзя отнести ни к типичным корневищным, ни к рыхло-, ни к плотнокустовым жизненным формам. Хотя по направлению роста боковой почки по отношению к материнской оси скелетные побеги практически всех псаммофильных форм относятся к интравагинальным, дальнейший рост бокового побега далеко не всегда остается апогеотропным, т. е. параллельным материнскому. Направление роста боковых побегов селинов определяется их мощностью и интенсивностью ветвления. Однако ни при значительной мощности и слабом кущении (селин Карелина), ни при интенсивном кущении сравнительно мелких побегов (селин малый) плотного куста не образуется.

Побеги селина Карелина с плагиотропными корневищами могут ветвиться на первом году жизни слабо, рассеянно, образуя в стеблевой и флоральной зонах по 3—4 небольших генеративных побега (рис. 2). Мощные боковые побеги, хорошо укореняющиеся, не кустящиеся и практически не ветвящиеся, формируются в зоне возобновления материнского на втором году жизни после отмирания его отплодоносившей части. Длина зоны 10—40 см, число почек 4—6 и больше. Побеги возобновления преимущественно вегетативные, по происхождению экстравагинальные. Большая часть из них, как и материнский, имеет плагиотропное корневище, состоящее из 8—11 междоузлий (рис. 2). Метелки боковых побегов сравнительно короткие и слабые.

При интенсивном выдувании, сопровождающемся обрывом некоторой части придаточных корней, а затем засыпании куста песком перезимовавшие побеги могут принять плагиотропное положение. В этом случае они практически целиком становятся зоной возобновления или плагиотропным корневищем. Рассеянное ветвление в сочетании со слабым кущением отдельных побегов этих мощных эпигеогенных корневищ приводят к образованию крупных куртин (3—5 м в поперечнике), имеющих форму равномерно разреженных зарослей, способных к длительному вегетативному разрастанию. Побеги возобновления в таких зарослях формируются преимущественно или исключительно в вегетативный период их малого цикла, что обусловлено равномерным длительным ростом, близким к росту типичных безрозеточных побегов. Особенно ярко переключение энергии на вегетативный рост и возобновление проявляется у парциальных кустов, весь материнский побег которых — плагиотропное корневище.

Жизненную форму (ЖФ) селина Карелина с плагиотропно-длиннокорневищными побегами мы квалифицируем как безрозеточную зарослевую. Полное ее название приводится в таблице. Характерные признаки данной ЖФ — отсутствие кущения, плагиотропное положение, максимальные размеры и число почек зоны возобновления, апогеотропное направление и длительный вегетативный рост скелетных побегов.

Представляет интерес соотношение ЖФ селинов с типами их биоморф, классифицируемыми по особенностям хода онтоморфогенеза (Ценопопуляции растений..., 1976). По характеру размещения корней и побегов в пределах особи и изменению этого показателя в онтогенезе выделяют 3 типа биоморф: 1) моноцентрический, 2) явнополицентрический, 3) неявнополицентрический. У взрослых особей 1-го типа побеги возобновления сосредоточены в единственном центре, который и является центром разрастания и воздействия на среду. Для особей, относящихся ко 2-му типу биоморф, характерно наличие нескольких, хорошо выраженных центров разрастания. Особи 3-го типа, как и предыдущего, имеют несколько центров разрастания, однако они настолько сближены, что их минимальные фитогенные поля перекрываются, сливаясь в одно общее фитогенное поле. Таким образом, особи моно- и полицентрического

типа биоморф различаются по способу воздействия на среду, т. е. представляют собой фитоценотические группы. Особи 1-го типа выступают как один источник фитополя, особи 2-го типа состоят из нескольких, четко обособленных элементарных источников, наконец, особи 3-го типа являются переходными между моно- и полицентрическими.

Выделение 3 типов биоморф основано на явлении морфологической дезинтеграции. Его определяют как процесс автономизации отдельных частей особи, приводящий к обособлению и самостоятельному существованию. Полная морфологическая дезинтеграция означает вегетативное размножение (Ценопопуляции растений..., 1976). Как известно, степень автономизации парциальных кустов селинов определяется размерами и положением зоны возобновления скелетных побегов. Эти же параметры обусловливают способ и интенсивность их ветвления. Таким образом, адаптивные признаки зоны возобновления, взятые за основу для классификации ЖФ селинов, отражают и степень морфологической дезинтеграции особей или тип их биоморфы.

Зарослевая ЖФ селина Карелина относится к типу явнополицентрических биоморф. Она обеспечивает максимальную автономизацию парциальных побегов и кустов, переключение энергии на их вегетативный рост и быстрый захват жизненного пространства. В условиях высокой динамичности субстрата возможности ее роста ограничены и средовлияние невелико.

Иной характер приобретает ЖФ селина Карелина, скелетные побеги которого имеют ортотропное корневище (рис. 1, *А*). Число фитомеров у них несколько уменьшается по сравнению с плагиотропно-корневищными, а общая длина метелки почти в 2 раза увеличивается. Относительная длина метелки при этом возрастает в 5 раз (рис. 4). Уменьшение параметров вегетативного роста побегов обусловлено более ранним заложением соцветия и значительным растяжением междоузлий метелки и стебля, т. е. снижением степени безрозеточности по сравнению с вышеописанными. Побеги возобновления в количестве 2—3 отрастают от верхней или средней части материнского. Ветвление их в стеблевой зоне подавлено. Кущение также отсутствует, хотя побеги хорошо укореняются. Слабо кустятся (1 порядок) переходные побеги, расположенные выше на оси и ближе к поверхности песка. Слабое ветвление в стеблевой зоне дополняется интенсивным (от 4—6 до 8—12 порядков) во флоральной за счет побегов обогащения (рис. 1, *А*). Таким образом, рост ортотропно-корневищных побегов селина Карелина высоко специализированный (интегрированный). Он приводит к формированию 2 качественно различающихся типов побегов — мощных некустящихся ростовых и мелких интенсивно ветвящихся верховых, выполняющих репродуктивную функцию. Побеги возобновления плотного куста не образуют, хотя и сохраняют апогеотропное или близкое к нему направление. Отклонение их от материнского связано с образованием большого числа (6—7) чешуевидных и переходных листьев и толстого рано древеснеющего стебля. При выдувании куста побеги возобновления и кущения имеют экстравагинальный характер с самого начала формирования.

В зависимости от степени укоренения в сыпучем субстрате у селина Карелина формируются особи разной мощности — от очень мелких (весом 150—180 г) до очень крупных (весом 8—10 кг). Крупным и очень крупным растениям этого злака свойственна преимущественно длиннокорневищно-рыхлодерновинно-зарослевая ЖФ, средним и мелким — длиннокорневищно-рыхлодерновинная. Для первой из них характерно преобладание в парциальных кустах ортотропно-корневищных побегов над плагиотропно-корневищными. Эта ЖФ отличается от зарослевой слабым кущением, интенсивным ветвлением во флоральной зоне, компактной формой роста. Число почек зоны возобновления длиннокорневищно-рыхлодерновинной ЖФ ограничено 2, кущение — 1—2 порядками, направление побегов и зоны возобновления апогеотропное (см. таблицу); форма роста значительно более компактная по сравнению с рыхлодерновинно-зарослевой.

Зона возобновления побегов селина перистого, как и мелких и средних особей селина Карелина, ограничена 1—2 узлами нижней трети перезимовавшей оси, незначительно погруженной в песок. С умеренным кущением связано образование 2—3 относительно мощных не ветвящихся в стеблевой зоне скелетных побегов. Перезимовав, они ветвятся рассеянно, после чего вся надземная их часть с отплодоносившими соцветиями отмирает, а подземная служит зоной возобновления для следующей серии парциальных кустов. Таким образом, умеренно кустящиеся парциальные кусты селина перистого живут 2 года. Плохо укореняющиеся побеги слабо кустятся и рассеянно ветвятся в стеблевой и флоральной зонах с образованием небольших генеративных побегов. В результате вся надземная часть парциальных кустов отмирает в первый же год, т. е. является 1-летней.

При благоприятных условиях зона возобновления скелетных побегов этого псаммофила может увеличиться до 3—4 почек. Самые нижние из них идут в рост с глубины 12—15 см. Однако большая часть из глубоко засыпанных побегов не может прорасти сквозь навеянную толщу песка и отмирает. Лишь единичным удается выйти на дневную поверхность. В этом случае могут сформироваться побеги возобновления, несущие по 16—18 фитомеров, всегда вегетативные (рис. 1, *Б*; боковые побеги прошлого года). Следовательно, в зависимости от мощности, увлажнения и, по-видимому, аэрации навеваемой толщи песка длина побегов селина перистого и соответственно способ и интенсивность их ветвления значительно варьируют. Иными словами, побеги данного вида обладают свойством преадаптации к изменению подвижности субстрата. Наиболее характерно для этого злака слабое и умеренное кущение, сочетающееся с равномерным рассеянным ветвлением.

Хотя порядок кущения побегов селина перистого примерно такой же, как и у селина Карелина, парциальные кусты его более плотные. Это обусловлено ограниченностью размеров зоны возобновления и незначительной толщиной стеблей. Парциальные кусты данного псаммофила занимают и по высоте, и по диаметру промежуточное положение между селинами Карелина и малым. По способу роста им близки мелкие и средние особи селина Карелина. На этом основании ЖФ селина перистого квалифицируется нами как длиннокорневищно-рыхлодерновинная. Все ЖФ селинов, за исключением зарослевой, мы относим к слабобезрозеточным, принимая за основу резкое увеличение относительной длины соцветий по сравнению с первой.

Второе место после селина Карелина по величине зоны вегетативного возобновления принадлежит селину малому, обитающему в подвижных и слабо закрепленных песках (рис. 3, *А*). Максимальное число почек возобновления при мощности навеваемого слоя песка 20—25 см составляет у него 4. Это в 2—4 раза больше, чем у селина перистого (см. таблицу). В результате соответственно увеличивается и число парциальных кустов (рис. 1, *Б*; 3, *А*). При этом общая длина побегов существенно уменьшается, а относительная длина метелки возрастает. Кущение увеличивается до 3 порядков. Такие парциальные кусты селина малого представляют собой пучки побегов, хорошо укореняющиеся, связанные между собой и с материнской зоной кущения удлиненными междоузлиями эпигеогенных корневищ. Формирование плотной (истинной) дерновины у псаммофильных видов селина исключается, так как концентрированное или рассеянное кущение сочетается с рассеянным ветвлением.

У селина малого направление роста побегов изменилось по сравнению с селином перистым на косо апогеотропное. Это и послужило причиной значительного увеличения размеров зоны возобновления. Данное изменение в сочетании с сокращением линейных размеров побегов и практически неизменившейся толщиной стеблей обеспечило возможность беспрепятственного роста парциальных кустов, следствием чего стало формирование хорошо выраженного сложного куста.

ЖФ селина малого в серийных фитоценозах мы квалифицируем как слабобезрозеточную длиннокорневищно-рыхлокустовую. Она отличается от рыхлодерновинной ЖФ селина перистого усилением кущения до 3 порядков, увеличением размеров и числа почек зоны возобновления до 4, косо апогеотропным направлением роста побегов. ЖФ селинов Карелина, перистого и малого в серийных фитоценозах относятся к типу неявнополицентрических. Все они длиннокорневищные, направление роста скелетных осей апогео- или косо апогеотропное. Положительная реакция на умеренное засыпание обусловливает ускоренный рост и развитие парциальных кустов, формирование многоярусной системы корней и корневищ, удерживающих песок от выдувания и приводящих к образованию прикустовых бугров. Эти бугры, соответствующие по размерам внутреннему фитогенному полю особей, являются стабилизированными участками среди сыпучего субстрата. Они же — элементарные очаги почвообразования, создающие возможность для поселения других растений, менее приспособленных к жизни в барханных песках. Перечисленные свойства свидетельствуют о ярко выраженной средообразующей функции ЖФ селинов, относящихся к неявнополицентрическому типу биоморф, четко проявляющейся у крупных и очень крупных особей.

Резко отличается от описанных ЖФ способ ветвления побегов селина малого в задерненных песках (*V* стадия сукцессии). В связи с практическим отсутствием переноса песка в данном местообитании погруженными в него оказываются только укороченные междоузлия, которые и служат зоной возобновления (рис. 3, *Б*). Высокая активность почек данной зоны и, вероятно, близость их к дневной поверхности в сочетании с ограниченностью линейного роста побегов стимулируют кущение, увеличивая его до 4—5 порядков по сравнению с селинами слабо закрепленных бугристых песков. При благоприятных условиях интенсивность кущения возрастает, ускоряя рост и тормозя развитие парциальных кустов. В сухие годы, напротив, рассеянное ветвление перезимовавших и 1-летних побегов обусловливает отмирание парциальных кустов, стимулируя формирование новых.

В целом же концентрированное кущение, т. е. образование компактной, не превышающей 1—3 см зоны возобновления, ограничивает возможности использования жизненно важных ресурсов, делая его при этом равномерным и длительным. Направление роста скелетных осей меняется от косо апогеотропного до плагиотропного. Перечисленные признаки позволяют квалифицировать ЖФ селина малого в задерненных песках как короткокорневищно-рыхлокустовую. Сосредоточение корней и побегов в одном центре исключает возможность образования прикустового бугра. Средовлияние, как и потребление ресурсов особями селина малого, относящегося к моноцентрическому типу биоморф, минимальное.

Стратегия и эволюция жизненных форм селинов

Результат различных способов ветвления побегов селинов — изменение состава боковых побегов в парциальных кустах, отражающее специализацию их ЖФ. Генеративная специализация [2] боковых побегов селинов возрастает от низовых к верховым и наиболее ярко выражена у побегов репродуктивного обогащения. Поэтому уровень генеративной специализации, или репродуктивное усилие парциальных кустов, мы оценивали числом, полученным от деления суммы побегов обогащения на общее число боковых неспециализированных побегов. С этой целью в 3-кратной повторности брали 2-летние парциальные кусты,

[2] Под генеративной специализацией побегов мы понимаем способность их при наименьших затратах вещества и энергии наиболее эффективно воспроизводить себя в потомстве.

произвольно отделенные от закончивших вегетацию зрелых генеративных особей. Всего было проанализировано 1943 побега, собранных с 15 кустов.

Максимально специализирована для репродукции семян ЖФ селина Карелина с ортотропно-корневищными побегами (на каждый боковой приходится 4.0 побега обогащения). Минимальное репродуктивное усилие наблюдается у парциальных побегов зарослевой ЖФ (принятый нами показатель равен 0.7).

Таким образом, высокий уровень специализации вегетативной и генеративной сфер рыхлодерновинно-зарослевой ЖФ селина Карелина направлен на создание значительной фитомассы, максимальное репродуктивное усилие парциальных кустов (и особей) и сочетается с неявнополицентрическим типом биоморфы. Этот тип биоморфы обеспечивает максимальное потребление ресурсов особями и их средовлияние. Минимальное репродуктивное усилие парциальных побегов зарослевой ЖФ селина Карелина обусловлено длительным равномерным ростом большого их числа одновременно (6—7 и более). Результат данного способа роста — сокращение и обеднение генеративной сферы вследствие переключения энергии на вегетативное размножение и захват территории, т. е. вегетативная специализация.

Становление той и другой ЖФ селина Карелина связано с появлением и широким распространением барханных песков, создавших в силу высокой динамичности (подавляющего действия экзогенных факторов) максимум жизненно важных для псаммофилов условий: влаги, минерального питания, аэрации в сочетании с практически неограниченным жизненным пространством.

Селин Карелина с двумя его жизненными формами выполняет роль облигатного псаммофила 1-го порядка, подготавливая условия для внедрения кустарников и дальнейшего зарастания барханных песков.

Промежуточное положение по уровню генеративной специализации занимает слабобезрозеточная ЖФ селина перистого и селина малого на *II*—*IV* стадиях сукцессии (принятый показатель 1.6—1.5). Средний уровень специализации генеративной сферы сочетается со слабым или умеренным кущением побегов и равномерным рассеянным ветвлением. Этот способ роста слабо специализирован, поэтому и наиболее пластичен. Он обеспечивает изменение в значительных пределах скорости роста и темпов развития парциальных кустов селина малого, чем обусловлена широкая экологическая амплитуда данного подвида.

Ограниченность размеров зоны возобновления скелетных побегов селина перистого 1—2 фитомерами — причина узости его экологической ниши в сукцессии (слабо перевеваемые участки в зарастающих барханных песках) и свидетельство вторичности для него данного местообитания. Средовлияние его ЖФ невелико, как незначительна и довольно стабильна семенная продуктивность побегов и кустов. Плодовитость и особенно репродуктивное усилие побегов селина малого, как и их вариабельность, увеличиваются в 1.5—2.0 раза по сравнению с ближайшим родственником. ЖФ этого псаммофила, как и селина перистого, относится к типу неявно-полицентрических биоморф, однако ее стратегия существенно отличается. Она направлена на ограничение использования ресурсов и усиление средовлияния по сравнению с селином перистым. Свидетельством этого служат сокращение линейного роста и массы побегов в сочетании с нарастанием признаков их ксероморфности, с одной стороны, увеличение числа почек возобновления, усиление кущения и изменение направления побегов с апогеотропного на косо апогеотропное — с другой.

Переходный характер ЖФ, невысокий уровень специализации вегетативной и генеративной сфер, а также значительная преадаптация скелетных побегов селина перистого к жизни в барханных песках — признаки, свидетельствующие об ее исходном характере как для рыхлодерновинно-зарослевой ЖФ селина Карелина, так и для рыхлокустовой ЖФ селина малого. Появление последней связано с зарастанием барханных песков, сопровождающимся усилением режима

ценотической замкнутости, дифференциацией экологических ниш и нарастанием дефицита жизненно важных ресурсов (Кандалова, 1990).

По уровню специализации генеративной сферы ЖФ селина малого в ИБ слабо отличается от ЖФ этого подвида в УБ и УК. Однако по характеру вегетативного возобновления их различия существенны. Концентрированное кущение (4—5 порядков), свойственное короткокорневищно-рыхлокустовой ЖФ селина малого, затрудняет возможность рассеянного ветвления. В результате темпы развития парциальных кустов замедляются, а их жизненный цикл увеличивается до 3—4 лет. Данный способ роста сопряжен с моноцентрическим типом биоморфы, как известно, ограничивающей до минимума использование особями ресурсов и воздействие на них последних. Стратегия настоящей ЖФ направлена на удержание особями пространства, против внедрения видов, чуждых фитоценозу. Преобразование длиннокорневищной ЖФ селина малого в короткокорневищную — результат задернения бугристых песков и формирования замкнутых илаковых белосаксаульников, т. е. определяющего действия фитоценотических (эндогенных) факторов.

Таким образом, по характеру размещения структурных частей и степени их автономности ЖФ селинов в первичной псаммогенной сукцессии составляют направленный ряд — от явнополицентрической в пионерных фитоценозах через неявнополицентрические в серийных к моноцентрической в замкнутых. Этот ряд — результат нарастающего дефицита ресурсов под действием усиливающегося режима ценотической замкнутости. Он отражает различный уровень интеграции внутреннего фитогенного поля особей и ценопопуляций, количество потребляемых ими ресурсов и степень воздействия на них.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белостоков Г. П. К побегообразованию плотнокустовых злаков // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 8. С. 1267—1277. — *Василевская В. К., Петров М. П.* Аристиды, их распространение в СССР, культура, анатомия корней и листьев в связи с использованием для щеточного производства // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. Растит. сырье. 1938. Вып. 1. С. 23—27. — *Вейисов С.* Динамика рельефа подвижных песков (на примере Юго-Восточных Каракумов) // Автореф. дис. ...канд. геогр. наук. М., 1969. 18 с. — *Вейисов С. В.* Перенос пыли атмосферой. Каракумы, стационар Репетек // Продуктивность растительности аридной зоны Азии. Л.: Наука, 1977. С. 137—139. — *Вейисов С.* Рельеф песков Репетекского заповедника // Биогеоценологические исследования в Восточных Каракумах (сб. ст.). Ашхабад: Ылым, 1978. С. 3—12. — *Воронцова Л. И., Жукова Л. А.* Биоморфологические особенности и возрастная структура ценопопуляций плотнодерновинных злаков // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 107—109. — *Гаель А. Г., Коликов М. С., Малюгин Е. А., Останин Е. С.* Пески Урало-Эмбенского района и пути их освоения. Т. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1949. 263 с. — *Гаель А. Г., Коликов М. С., Малюгин Е. А., Останин Е. С.* Песчаные пустыни Северного Прикаспия и пути их освоения. Т. 2. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1950. 321 с. — *Гранитов И. И.* Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1964. 255 с. — *Дубянская Е. А.* Анатомическое строение листа субтропических злаков *Imperata cylindrica* (L.) P. B., *Saccharum spontaneum* L. и *Aristida karelinii* Rosh. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. Растит. сырье. 1938. Вып. 1. С. 15—24. — *Егорова В. Н.* Жизненный цикл сборной ежи (*Dactylis glomerata* L.) на лугах в пойме р. Угры. Сообщ. I // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 118—129. — *Егорова В. Н.* Костер безостый // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. С. 58—73. — *Ермакова И. М.* Овсяница луговая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 105—118. — *Ермакова И. М.* Овсяница луговая // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ им. В. И. Ленина, 1980. Ч. 1. С. 80—83. — *Жукова Л. А.* Луговик дернистый (щучка) // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 62—75. — *Кандалова Г. Т.* Структура и динамика ценопопуляций *Aristida pennata* Trin. в Восточных Каракумах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 6. С. 66—78. — *Кандалова Г. Т.* Жизненное состояние ценопопуляций аристиды перистой в ландшафтно-генетическом ряду как показатель природных процессов (на примере

Восточных Каракумов) // Ландшафтная индикация и ее использование в народном хозяйстве. Тез. Всес. совещ. М.: ВСЕГИНГЕО, 1979. С. 67. — *Кандалова Г. Т.* Жизненное состояние ценопопуляций в псаммогенных сукцессионных рядах как показатель степени устойчивости фитоценозов // Природные ресурсы пустынь и их освоение. Ашхабад: Ылым, 1986а. С. 212—214. — *Кандалова Г. Т.* Жизненные формы и эволюция селинов (*Stipagrostis* Nees) в Восточных Каракумах // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1986б. С. 87—91. — *Кандалова Г. Т.* Закономерности формирования растительного покрова Восточных Каракумов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 6. С. 72—86. — *Кандалова Г. Т.* Жизненные формы и ценопопуляции злаков рода *Stipagrostis* Nees в Восточных Каракумах // Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1990. 18 с. — *Каплин В. Г.* Особенности формирования фитоценозов в подвижных песках Восточных Каракумов // Вестн. МГУ. Сер. геогр. 1976а. № 1. С. 63—69. — *Каплин В. Г.* Структура и особенности формирования кострово-селиновых белосаксаульников Восточных Каракумов (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1976б. Т. 61. № 8. С. 1141—1157. — *Курочкина Л. Я., Момотов И. Ф., Акжигитова Н. И.* Динамика растительности Туранских пустынь // Ресурсы пустынь Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1984. С. 53—71. — *Курченко Е. И.* Онтогенез и разногодичная изменчивость состава популяций тонкой полевицы // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1974. С. 70—87. — *Курченко Е. И.* О популяционно-онтогенетическом подходе к изучению полевиц (род *Agrostis* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 93—105. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков (предварительное сообщение) // Журн. общ. биол. 1965. Т. 26. № 3. С. 261—275. — *Матвеев А. Р.* Тимофеевка луговая // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Ч. 1. Однодольные. Злаки. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1980. С. 19—23. — *Нечаева Н. Т.* Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. Ашхабад: Изд-во АН ТуркмССР, 1958. С. 75—103. — *Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г.* Жизненные формы растений пустыни Каракум. М.: Наука, 1973. 243 с. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 465—483. — *Ротов Р. А.* Изменение состава жизненных форм растений в процессе естественного зарастания барханных песков // Бюл. ГБС АН СССР. 1964. Вып. 52. С. 87—97. — *Ротов Р. А.* Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. М.: Наука, 1969. 51 с. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Смелов С. П.* Биологические основы луговодства. М.: Сельхозгиз, 1947. 230 с. — *Советкина М. М., Пятаева А. Д.* Селин как источник фибры и введение его в культуру // Тр. САГУ. Нов. сер. Биол. науки. Кн. II. Ташкент, 1952. Вып. 26. С. 3—51. — *Стешенко А. П.* О биологии и продолжительности жизни ковыля галечного в условиях высокогорий Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. естеств. наук. 1952. С. 25—31. — *Стешенко А. П.* Особенности роста и ветвления побегов у злака *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Rochev. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 5. С. 606—618. — *Цвелев Н. Н.* Анатомо-морфологические особенности злаков // Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. С. 13—160. — *Ценопопуляции* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с. — *Шульженко И. В.* Представители рода *Aristida* // Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракум. М.: Наука, 1973. С. 124—132.

Институт пустынь
Репетекская песчано-пустынная станция
и заповедник

Получено 24 XI 1989

SUMMARY

The non-rosetted life forms of two closely related species and two subspecies of the genus *Stipagrostis* have been investigated. The members of the genus are perennial grasses widely distributed in sandy deserts of the Central Asia and Kazakhstan and participating in all stages of phytocoenose formation. The effect of the main ecological factors on these grasses and their response at all levels of their organization (the shoot or its parts, individual and coenopopulation) have been discussed. The correlation between adaptively important morphological and substantially-energetic parameters of shoots have been established. The latter include the size

and reproductive strength which reflect the unity and duration of two qualitatively different stages of shoot cycle, the vegetative growth and generative development. Morphological criteria of the extent of rosette loss by the shoots and, accordingly, the manner and intensity of shoot branching, have been distinguished. Life forms of the species studied have been described and their correlation with the biomorph type has been stated. Their life strategies and evolutionary relations within the primary psammogenis succession have also been determined.

УДК 581.5 : 582.475

А. С. Алексеев

РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ ДРЕВОСТОЕВ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В УСЛОВИЯХ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

A. S. ALEKSEEV. THE RADIAL INCREMENT OF THE *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) STANDS OF TREES UNDER THE INFLUENCE OF ATMOSPHERIC POLLUTION

Изучено влияние загрязнения атмосферы пылью синтетических моющих средств (СМС) на радиальный прирост древостоев ели европейской. Учтено влияние на прирост метеофакторов и времени. Реакция прироста на всю сумму факторов представлена в виде функции отклика, параметры которой оценены методом множественной линейной регрессии. Влияние каждого из факторов оценено количественно, определены нормы замещения факторов и эластичность прироста по каждому из них. Функция отклика прироста на внешние воздействия использована для целей экологического нормирования загрязнения атмосферы пылью СМС.

Одной из важных прикладных задач экологии в настоящее время является достоверная количественная оценка влияния разной интенсивности загрязнения окружающей среды на состояние экосистем, в частности лесных. В данной статье изложены результаты изучения влияния загрязнения атмосферы пылью СМС на средний радиальный прирост древостоев ели европейской. Источник загрязнения — Тосненский (Ленинградская обл.) завод бытовой химии. Древостои ели в этих экосистемах являются строгими эдификаторами, поэтому по их состоянию можно представить состояние всей экосистемы в целом. Исследования проводились на 3 пробных площадях, расположенных в зонах (I—III) с различным уровнем атмосферного загрязнения; краткая характеристика древостоев на пробных площадях приведена в табл. 1.

Для изучения динамики радиального прироста образцы отбирались в виде кернов на высоте 1.3 м у всех учетных деревьев с одинаковой ориентацией по розе ветров. Количество учетных деревьев гарантировало заданную точность определения среднего радиального прироста древостоев. Измерения радиального прироста осуществлялись с помощью микроскопа «Мир-12» с точностью до 0.01 мм. Источник загрязнения функционирует с 1979—1980 гг., уровни загрязнения пылью СМС (табл. 1) представляют собой среднегодовые значения. Динамика прироста изучалась за последние 40 лет.

Исследовалась связь среднегодового радиального прироста древостоев (y) и следующих факторов: среднегодового гидротермического коэффициента, по Мартонну (Дажо, 1975) — x_1; то же за вегетационный период — x_2; уровня загрязнения пылью СМС — x_3; среднегодовой температуры — x_4; среднегодового количества осадков — x_5; прироста прошлого года — x_6; гидротермического коэффициента предыдущего года — x_7; времени — x_8. Статистические характеристики вариационных рядов приростов древостоев ели и метеофакторов приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика пробных площадей

№ пробной площади	Расстояние до источника выбросов, км	Средняя высота древостоев, м	Средний диаметр древостоев, см	Запас древесины, $м^3$/га	Средний возраст древостоев, лет	Уровень загрязнения пылью СМС, кг/га·год	Число учетных деревьев, шт.
I	2.8	27	32	320	120	3.2	35
II	0.6	23	24	260	80	30.7	28
III	0.7	20	16	180	60	41.8	30

ТАБЛИЦА 2

Статистические характеристики вариационных рядов прироста древостоев ели и метеофакторов

Наименование вариационного ряда	Среднее значение	Среднее квадратичное отклонение	Коэффициент вариации	Минимальное значение вариационного ряда	Максимальное значение вариационного ряда
Радиальный прирост по пробным площадям, мм					
I	0.903	0.271	0.300	0.56	1.72
II	1.481	0.771	0.520	0.58	3.10
III	2.013	0.756	0.357	0.50	3.33
Гидротермический коэффициент					
Среднегодовой	47.024	6.307	0.134	34.00	66.00
За вегетационный период	14.548	3.109	0.214	9.00	21.00
Осадки, мм	638	72.635	0.114	504	815
Температура, °C	3.6	0.974	0.269	1.9	5.4

Взаимосвязь радиального прироста древостоев ели и перечисленных выше факторов анализировалась с помощью метода множественной линейной регрессии[1] (Розенберг, 1984; Кафаров, 1985) с использованием натурального и нормированного масштабов измерения переменных:

$$y = b_0 + \sum_{i=1}^{8} b_i x_i, \qquad y^0 = \sum_{i=1}^{8} a_i x_i^0, \tag{1}$$

где y, b_i, x_i — значения величин в натуральном масштабе; y^0, a_i, x_i^0 — значения величин в нормированном масштабе;

$$x_i^0 = \frac{x_i - \bar{x}_i}{\sigma_{x_i}}, \qquad y^0 = \frac{y - \bar{y}}{\sigma_y}, \qquad b_i = a_i \frac{\sigma_y}{\sigma_{x_i}}, \qquad b_0 = \bar{y} - \sum_{i=1}^{8} b_i x_i, \tag{2}$$

здесь $\bar{y}$, $\bar{x}_i$ — средние значения соответствующих переменных; σ_y, σ_{x_i} — их средние квадратические отклонения.

Использование нормированного масштаба измерения переменных позволяет количественно оценить влияние каждого из изученных факторов в отдельности на величину прироста (Лиепа, 1980). Суммарное влияние всех факторов на прирост характеризуется коэффициентом детерминации R^2, который показывает долю дисперсии изучаемой величины, объясненную учтенными факторами. С использованием коэффициентов регрессии в нормированном масштабе можно

[1] Расчеты по программе для ЭВМ ЕС 1022 выполнены студентом Р. Р. Жеребцовым, которому автор выражает благодарность.

представить R^2 в следующем виде:

$$R^2 = \sum_{i=1}^{8} a_i r_{yx_i}, \qquad (3)$$

где r_{yx_i} — парный коэффициент корреляции прироста y и факторов x_i. Отсюда удельный вес влияния каждого фактора равен

$$\gamma_i = \frac{|a_i r_{yx_i}|}{\sum_{i=1}^{8} |a_i r_{yx_i}|} R^2, \qquad (4)$$

достоверность влияния фактора x_i оценивается по критерию Фишера

$$F_i = \frac{\gamma_i (n - m - 1)}{1 - \sum_{i=1}^{8} \gamma_i}, \qquad (5)$$

где n — число лет, за которые проводилось изучение прироста; m — число объясняющих факторов.

В табл. 3 представлены результаты множественного регрессионного анализа связи среднего радиального прироста древостоев и факторов, оказавшихся значимыми.

ТАБЛИЦА 3

Результаты регрессионного анализа связи прироста древостоев ели и определяющих его факторов

№ пробной площади	Параметры	Факторы, определяющие прирост				Коэффициент детерминации	Средняя ошибка уравнения регрессии, мм
		x_3	x_4	x_6	x_8		
I	b_i	—	—	0.752	—0.003	0.819	0.12
	a_i	—	—	0.815	—0.115		
	γ_i	—	—	0.735	0.083		
	F_i	—	—	158.370	17.884		
II	b_i	—0.005	—	0.656	—0.014	0.833	0.31
	a_i	—0.080	—	0.681	—0.216		
	γ_i	0.040	—	0.610	0.183		
	F_i	9.102	—	138.802	41.641		
III	b_i	—0.008	—0.050	0.700	—0.010	0.931	0.20
	a_i	—0.184	—0.064	0.689	—0.161		
	γ_i	0.158	0.012	0.650	0.110		
	F_i	84.725	6.435	348.551	58.986		

Влияние факторов, определяющих прирост, достоверно на 99%-м уровне значимости, кроме фактора x_4 на пробной площади III, который достоверен на 95%-м уровне значимости. Уравнения регрессии с учетом свободных членов в натуральном масштабе переменных имеют следующий вид:

$$y_{(I)} = 0.261 + 0.752\, x_6 - 0.003\, x_8,$$
$$y_{(II)} = 1.132 - 0.005\, x_3 + 0.656\, x_6 - 0.014\, x_8, \qquad (6)$$
$$y_{(III)} = 1.057 - 0.008\, x_3 - 0.050\, x_4 + 0.700\, x_6 - 0.010\, x_8.$$

Данные табл. 3 свидетельствуют прежде всего о том, что прирост древостоев ели практически не зависит от климатических и экологических факторов; очевидно, подзона южной тайги представляет для них по условиям увлажнения температурного режима зону оптимума. Поэтому прирост в значительной степени определяется таким внутренним фактором, как прирост прошлого года. Его вклад наибольший и находится в пределах от 61 на пробной площади II до 74% на пробной площади I. Такая сильная автокорреляция временны́х рядов радиального прироста — явление достаточно распространенное (Розенберг, 1984) и объясняется,

по нашему мнению, именно оптимальностью климатических условий южной тайги для древостоев ели и отсюда — повышенным значением для текущего прироста количества органического вещества, накопленного в прошлом. В пользу такого объяснения свидетельствует повышение доли влияния этого фактора на прирост древостоев ели в сходном типе леса от 35 в условиях Архангельской обл. (Розенберг, Феклистов, 1981) до 61—74%, полученных нами для условий Ленинградской обл. Значительно влияние времени на прирост — от 8 на пробной площади I до 18% на пробной площади II. Известно, что прирост древостоев не равномерен во времени и с определенного возраста после кульминации начинает достаточно значительно снижаться (Алексеев, 1988), затем такое снижение идет более медленно. Эта картина подтверждается данными, приведенными в табл. 3; наиболее старый древостой на пробной площади I, давно прошедший кульминацию прироста, демонстрирует наименьшую зависимость прироста от времени. Наибольшую зависимость демонстрируют древостои, близкие по возрасту к точке кульминации прироста. Причем на пробной площади III с относительно молодым древостоем, но находящимся под наиболее сильным воздействием загрязнения, момент кульминации прироста, возможно, наступил ранее естественного срока, что выразилось в преждевременном старении древостоев (Юкнис, Лекене, 1987). Загрязнение атмосферного воздуха не оказывает достоверного влияния на прирост на наиболее удаленной и с наименьшим уровнем загрязнения пробной площади I; определяет 4% прироста на пробной площади II с промежуточным уровнем загрязнения и 16% — на наиболее загрязненной (ближайшей к заводу) пробной площади III. На последней установлено небольшое (величиной в 1%), но достоверное отрицательное влияние среднегодовой температуры воздуха на прирост. В таежной зоне влияние температуры на прирост обычно положительное, более того, в этой зоне тепло является одним из основных лимитирующих факторов, поэтому отрицательное влияние температуры на прирост требует дополнительного объяснения. По нашему мнению, на пробной площади III, где уровень загрязнения наибольший, повышение температуры, стимулирующее интенсивность обменных процессов, могло приводить к повышенному поражению ассимиляционного аппарата деревьев и, как следствие, к падению прироста.

Регрессионные уравнения (1) и (6) можно рассматривать как функции отклика (реакции) прироста древостоев на действие учитываемых факторов, что позволяет осуществить их дальнейший анализ.

Характеристику относительного изменения прироста на единицу относительного изменения величины i-го фактора дает показатель эластичности прироста по величине i-го фактора

$$E_i = \frac{\partial y}{\partial x_i} \frac{x_i}{y} = b_i \frac{x_i}{y}, \tag{7}$$

в качестве y и x_i целесообразно брать их средние значения, если нет каких-либо других соображений.

Понятие эластичности прироста по какому-либо фактору не следует путать с эластичностью в смысле способности системы возвращаться в прежнее состояние после прекращения действия фактора. В нашем случае эластичность является дифференциальной характеристикой функции отклика (реакции) прироста древостоев на действие учитываемых факторов (Терехов, 1974).

Для любой пары факторов можно определить норму замещения, т. е. такое их количественное соотношение, в котором они могут замещать друг друга, не оказывая влияния на результирующую величину прироста. Имеем

$$dy = \sum_{i=1}^{m} \frac{\partial y}{\partial x_i} dx_i = \sum_{i=1}^{m} b_i \, dx_i,$$

положив $x_k = \text{const}$, $k \neq i, j$ и $d_y = 0$, получим, что норма замещения факторов i и j равна

ТАБЛИЦА 4

Эластичность прироста древостоев ели по определяющим его факторам

№ пробной площади	Факторы, определяющие прирост			
	x_3	x_4	x_6	x_8
I	—	—	0.725	0.164
II	0.104	—	0.656	0.651
III	0.166	0.089	0.700	0.513

Примечание. При расчете E_8 в качестве x_8 брали последнее значение временно́й переменной $x_8 = 40$, при расчете E_3 в качестве x_3 брали уровни загрязнения пылью СМС на пробных площадях.

$$\alpha_{ij} = \frac{dx_i}{dx_j} = -\frac{\partial y}{\partial x_j} : \frac{\partial y}{\partial x_i} = -\frac{b_j}{b_i}. \qquad (8)$$

Коэффициенты эластичности прироста по определяющим его факторам приведены в табл. 4.

Из данных табл. 4 видно, что прирост древостоев ели наиболее эластичен по фактору «прирост прошлого года», его относительное изменение вызывает наибольшее относительное изменение текущего прироста. Далее следуют факторы времени, загрязнения и температуры. Отметим, что результаты анализа эластичности прироста древостоев ели по определяющим его факторам в целом совпадают с оценками удельного их влияния на прирост: эластичность прироста наибольшая по наиболее значимым факторам.

ТАБЛИЦА 5

Нормы замещения факторов, определяющих прирост древостоев ели

№ пробной площади	Нормы замещения факторов					
	время—прирост прошлого года, лет/мм	загрязнение—прирост прошлого года, кг/га·год/мм	загрязнение—время, кг/га·год/лет	загрязнение—температура, кг/га·год/t, °С	температура—прирост прошлого года, t, °С/мм	температура—время, t, °С/лет
I	250.6	—	—	—	—	—
II	46.9	131.2	—2.80	—	—	—
III	70.0	87.5	—1.25	—6.25	14.0	—0.2

Нормы замещения факторов, определяющих прирост древостоев ели, рассчитанные по формуле (8), приведены в табл. 5.

Данные табл. 5 свидетельствуют о том, что факторы, имеющие высокий удельный вес влияния на прирост, требуют для своего замещения большого количества других факторов, т. е. замещаются по высокой норме, эквивалентны по влиянию на прирост большим количествам замещающих факторов. Так, 1 мм прироста прошлого года на пробной площади III способен заместить по своему влиянию на прирост 70 лет текущего времени, 87.5 кг/га·год уровня загрязнения и 14 °С среднегодовой температуры.

Регрессионные уравнения (6) могут быть использованы для экологического нормирования уровня загрязнения атмосферного воздуха, т. е. определения такого уровня, при котором радиальный прирост древостоев ели не изменяется. В соответствии с (1) и (6) имеем

$$\partial y/\partial x_i = b_i, \text{ т. е. } \partial y = b_i \partial x_i \text{ и } \partial x_i = \partial y / b_i.$$

Положив допустимую вариацию радиального прироста равной предельной точности его измерения (0.015 мм) и зная коэффициент b_3, можно определить допустимую вариацию уровня загрязнения, при которой его воздействие на прирост не проявляется. На пробной площади II такая величина равна 3.0, а на пробной площади III — 1.9 кг/га·год. На пробной площади I загрязнение не влияет на

прирост и его уровень составляет 3.2 кг/га·год. Эти величины согласуются между собой и минимальная из них может быть принята в качестве предельно-допустимой нормы.

В заключение выражаю благодарность Н. И. Лайранд за большую помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Рост и эксплуатация древостоев // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л.: Изд-во Лесотех. акад., 1988. С. 8—15. — *Дажо Р.* Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 416 с. — *Кафаров В. В.* Методы кибернетики в химии и химической технологии. М.: Химия, 1985. 448 с. — *Лиепа И. Я.* Методологический комплекс для экологического изучения биологических систем // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. С. 363—371. — *Розенберг Г. С.* Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 264 с. — *Розенберг Г. С., Феклистов П. А.* О прогнозировании прироста сосны и ели методами регрессионного анализа // Лесной журн. 1981. № 2. С. 18—21. — *Терехов Л. Л.* Производственные функции. М.: Статистика, 1974. 128 с. — *Юкнис Р. А., Лекене М. И.* Рост и продуктивность древесного яруса лесных экосистем в условиях загрязнения природной среды // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1987. С. 145—161.

Лесотехническая академия
Ленинград

Получено 26 XI 1990

SUMMARY

The effect of atmospheric pollution by the dust of synthetic detergents on radial increment of *Picea abies* stands has been investigated. The involvement of meteorological factors and the duration of the exposure have also been taken into account. The response of the increment to all factors is presented as a response function, the parameters of which are valued by the multiple linear regression method. The impact of each factor is assessed quantitatively. The standards of the replacement of factors and the increment flexibility in relation to each factor are also determined. The function of increment response to external factors is used for ecological standartization of atmosphere pollution by the detergents dust.

УДК 582.26 : 581.524.33 : 595.796

Л. Н. Новичкова-Иванова

АЛЬГОСИНУЗИИ МУРАВЕЙНИКОВ КАК КОМПОНЕНТ ЗООГЕННОЙ МОЗАИЧНОСТИ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА ФИСТАШНИКОВ

L. N. NOVICHKOVA-IVANOVA. ALGAL SYNUSIA OF ANT-HILLS AS A COMPONENT OF ZOOGENIC MOSAIC STRUCTURE OF HERBACEOUS COVER OF PISTACHE-WOODLANDS

На структуру разнотравно-осоково-мятликового яруса фисташников Бадхыза существенное влияние оказывают муравьи-жнецы Messor intermedius. На муравейниках формируются особые микрогруппировки с преобладанием на начальных стадиях разнотравья, а затем мятлика. Установлено, что с микрогруппировками на муравейниках связано развитие специфических альгосинузий. Флора синузий водорослей изученных 10 муравейников представлена 46 видами, из них 30 видов, которые составляют около 25% от общей флоры почвенных водорослей фисташников, характерны только для разнотравных и мятликовых группировок. Изучение муравейников как одной экологической ниши из совокупности представленных элементарных экониш (Юрцев, 1988 : 1383) позволило показать их роль в формировании мозаичной структуры травяного яруса фисташников и в увеличении видового богатства флоры почвенных водорослей.

Изучение влияния животных на растительность степей и пустынь в нашей стране имеет давнюю историю (Высоцкий, 1915; Пачоский, 1921; Келлер, 1923; Формозов, Воронов, 1939) и интенсивно продолжается (Лавренко, 1952; Лавренко, Юнатов, 1952; Родин, 1961; Абатуров, 1964, 1985; Ротшильд, 1968; Марков, Толчин, 1975; Гуричева, Дмитриев, 1983; и др.). Не меньшее внимание уделялось и деятельности микроконсументов в этих регионах, а именно насекомых (Димо, 1903—1904, 1916; Баранов, Горшенин, 1927; Штейнберг, 1956; Жигульская, 1969; Захаров, 1978; Gallé, 1980; Мордкович, 1982; и др.).

При изучении фисташников южной Туркмении в Бадхызе (Стационарные..., 1984), которые представлены разреженными насаждениями фисташки настоящей *Pistacia vera* L., было установлено, что структуру довольно однообразного травяного покрова межкронных пространств из низкотравных эфемероидов — мятлика *Poa bulbosa* L., subsp. *nevskii* Tzvel. и осоки *Carex pachystilis* J. Gay существенно нарушают муравьи Messor intermedius Forel (Hymenoptera, Formicidae).[1]

Гнезда этого вида муравья располагаются под землей. На поверхности они состоят из участков субстрата, лишенных растений, часто округлой формы, с многочисленными или несколькими входными отверстиями. Эти участки не возвышаются над окружающим муравейник травяным ярусом.[2] Оголенный субстрат поверхности гнезда муравейника в фисташниках оконтурен микрогруппировками, образованными одним или несколькими видами растений, входящих в состав окружающих муравейник разнотравно-осоково-мятликовых со-

[1] Определение Г. М. Длусского (МГУ).

[2] Муравейники мирмицинов саванн также не имеют надземных построек (Lévieux, 1983) в отличие от расположенных в бореальных широтах муравейников, которые значительно возвышаются над поверхностью земли, что обусловлено влажными и полусырыми местообитаниями.

ТАБЛИЦА 1

Величина надземной фитомассы (г/м²) в разнотравно-осоково-мятликовых сообществах (фон) и мятликовых и разнотравно-мятликовых микрогруппировках для 3 муравейников (I—III) (кольцо). Апрель, 1984 г.

Компоненты сообщества или микрогруппировки	I		II		III	
	фон	кольцо	фон	кольцо	фон	кольцо
Poa bulbosa	18.96	67.53	} 70	360	119.5	319
Carex pachystylis	9.27	—				
Разнотравье	10.08	2.10	—	—	—	—
Опад	38.04	19.80	40	77	58.0	118.0
Всего	76.35	89.43	110	437	177.5	437.5
Соотношение массы эфемероидов (фон : кольцо)	1 : 2.4		1 : 5.1		1 : 2.4	

обществ. Формирующиеся вокруг муравейника микрогруппировки имеют слабую ассоциированность, однако локализация здесь консументов-муравьев определяет их высокую продуктивность и стимулирует активность всех консортов, в том числе микрофлору. Такой уровень организации позволяет рассматривать муравейники как узловое сгущение биоты (Стебаев и др., 1968; Мордкович, 1982).

Пищевой рацион муравьев этого вида состоит преимущественно из растительной пищи. В результате их жизнедеятельности перераспределяется органическое вещество, накапливается много азотистых соединений, обычно находящихся в этих сообществах в минимуме, и настолько существенно меняется структура поверхностных почвенных горизонтов, что здесь развиваются микрогруппировки, отличающиеся по составу и структуре от типичного травяного покрова.

Для исследования в окрестностях кордона Кепеля́ было выбрано 10 муравейников различного размера. Площадь, занимаемая отдельными муравейниками, различна и колеблется от 0.5 до 2.5 м². Размер оголенной центральной части (центра) варьирует от 0.3—0.4 до 1 м², а окружающее ее кольцо густого травостоя имеет площадь в среднем до 1.5—2.0 м².

В результате жизнедеятельности муравьев изменяются флористический состав и структура травяного покрова, а также связанные с ними микроклиматические показатели: увеличивается фитомасса (табл. 1) и улучшаются термические условия (табл. 2). Установлено, что фитомасса микрогруппировок кольца, состоящая преимущественно из мятлика, на муравейниках широких открытых склонов увалов может превышать почти в 5 раз фитомассу окружающих разнотравно-осоково-мятликовых сообществ. Густой травяной покров вокруг муравейника положительно влияет на влажность почвы. Так, в середине апреля в дневное время влажность в поверхностном слое почвы в открытом сообществе была 0.03%, а в мятликовом кольце на муравейнике — 0.23, тогда как в центре — 0.01%. Температура поверхности почвы в мятликовом кольце была на 5—6 °C ниже по сравнению с фоновым сообществом и центром муравейника (табл. 2).

За счет дополнительной органики, доставляемой муравьями, и создающихся специфических условий растения, развивающиеся вокруг гнезда, отличаются высокой жизнестойкостью. Они заметно выделяются по высоте и имеют темно-зеленую окраску, благодаря чему образованные ими микрогруппировки хорошо выделяются на фоне окружающих их сообществ. Так, мятлик в генеративной стадии в условиях межкронных сообществ имеет высоту 4—7—12 см, а на муравейниках она достигает 30—35 см. Здесь у него более крупные метелки и выводковые луковички. Аналогично проявляют себя на муравейниках и представители разнотравья.

ТАБЛИЦА 2

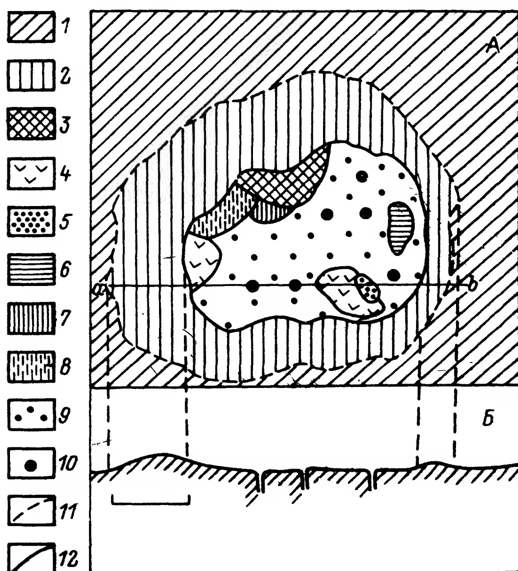
Дневной ход температуры почвы в слое 0—1 см в эспарцетово-разнотравно-осоково-мятликовом фисташнике (фон) и на муравейнике (мятликовое кольцо и оголенный центр гнезда). 1984 г.

Дата	Часы	Температура почвы, °С			Температура воздуха, °С
		фон	муравейник		
			кольцо	центр	
10 IV	10	19.3	18.5	28.0	24.0
	11	21.5	22.0	31.5	26.0
	12	25.0	25.0	33.5	27.5
	13	28.0	29.0	39.0	29.0
	20	17.0	21.5	20.0	26.0
12 IV	11	25.0	20.0	34.5	18.5
	12	26.0	23.0	36.0	19.5
	13	28.5	23.0	38.5	22.0
	14	28.5	26.0	38.0	21.5
17 IV	10	24.5	23.5	29.3	23.0
	11	31.5	27.5	37.5	26.0
	12	38.3	33.5	39.0	29.0
	13	42.5	36.5	47.0	30.0
	14	46.0	40.5	51.6	30.5
	18	32.0	34.5	38.0	30.0
	19	28.5	31.0	32.0	29.5

Примечание. 12 IV — во второй половине дня пошел дождь (начало выгорания травяного покрова); 17 IV — ветрено (травяной покров сильно пожелтел).

По видовому составу и структуре нами были выделены на муравейниках 2 типа микрогруппировок — разнотравно-злаковые (разнотравно-мятликовые) и чисто злаковые (мятликовые) (см. рисунок). В составе первых помимо мятлика встречаются из разнотравья *Allyssum turkestanicum* Regel et Schmalh. var. *desertorum* Stapf, *Goldbachia torulosa* DC., *Diptychocarpus strictus* (Fisch.) Trautv., *Papaver pavoninum* Schrenk, *Sameraria aitchisonii* (Korsh.) B. Fedtsch., *Onobrychis pulchella* Schrenk, *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., *Roemeria refracta* DC., *Descurainia sophia* (L.) Webb et Prantl; из злаков *Aegilops triuncialis* L.; иногда можно встретить отдельные угнетенные стебли *Carex pachystylis*. Чисто мятликовые группировки характерны для более крупных и, вероятно, более старых муравейников, формирующихся иногда в старых заброшенных норах песчанок.

Муравьи оказывают существенное влияние на напочвенные синузии водорослей. Данных о приуроченности водорослей к таким биогенно-кон-



Распределение микрогруппировок на муравейнике в разнотравно-осоково-мятликовом фисташнике.

А — в плане, *Б* — в разрезе. *аб* — линия разреза. *1* — разнотравно осоково-мятликовый фон; 2 — слабовыраженный валик вокруг муравейника, микрогруппировка из *Poa bulbosa*. Микрогруппировки: *3* — из *Goldbachia torulosa*, *Papaver pavonium*, *Centaurea belangeriana*; *4* — из *Aegilops triunciales*; *5* — из *Lepyrodiclis holosteoides*; *6* — из *Arnebia decumbens*; *7* — из *Alyssum turkestanicum*; *8* — из *Centaurea belangeriana*; *9* — центральная часть муравейника, лишенная высших растений; *10* — входные отверстия; *11* — граница муравейника; *12* — границы микрогруппировок. Масштабная линейка — 20 см.

ТАБЛИЦА 3

Обилие и распределение водорослей на муравейниках и в разнотравно-осоково-мятликовых фисташниках (фоновое сообщество)

Отдел, порядок, вид	Муравейник		Фоновое сообщество
	центр	кольцо	
Cyanophyta			
Microcystis muscicola (Menegh.) Elenk.	—	—	sol
**Gloeothece caldariorum* (R. Richt.) Hollerb.	—	—	sp
**Gloeocapsa minor* (Kütz.) Hollerb. ampl.	—	—	sol
Nostoc calcicola Breb.	—	—	sol
N. coeruleum Lyngb.	sol	—	sol
N. linckia (Roth) Born. et Flah.	sol	—	—
N. microscopicum Carm	cop_1	cop_1	cop_1
N. paludosum Kütz.	sp	—	—
N. punctiforme (Kütz.) Hariot f. *punctiforme*	—	sp	—
N. punstiforme f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.	cop_3	cop_2	cop_2
Anabaena sp.	—	—	sol
**Scytonema hofmanni* Ag. f. *calcicola* (Hansg.) Kossinsk.	—	—	sol
Oscillatoria animalis Ag.	sol-sp	—	—
O. brevis (Kütz.) Gom.	—	sol	—
O. foreaui Fremy	—	—	sol
O. laetevirens (Crouan) Gom.	sol	—	—
Phormidium autumnale (Ag.) Gom.	—	—	sol
Ph. corium (Ag.) Gom.	sol	sol	sol
Ph. foveolarum (Mont.) Gom.	sol	—	—
Ph. molle (Kütz.) Gom.	—	—	cop_2
Ph. tenue (Menegh.) Gom.	—	sol	—
**Ph. tenuissimum* Woronich.	—	—	sol
**Lyngbya attenuata* F. E. Fritsch	—	—	cop_1
**Hydrocoleus* sp.	—	—	sol
Schizothrix arenaria (Berk.) Gom.	—	—	cop_3
Sch. lardaceae (Ces.) Gom.	sp-sol	cop_1	sol
Microcoleus lacustris (Rabenh.) Farl.	sol	—	—
M. sociatus W. et G. S West	—	—	sol
M. vaginatus (Vauch.) Gom.	sol	cop_1	sp
Plectonema gracillimum (Zopf) Hansg.	sol	—	—
P. nostocorum Born.	sol	sol	cop_1
Chlorophyta			
Chlamidomonas oblonga Anach.	sol	—	—
Chlorococcum dissectum Korsch.	sol	—	—
C. hypnosporum Starr	sol	—	sol
C. minutum Starr	sol	—	sp
C. vacuolatum Starr	sol	—	—
C. perforatum Arce et Bold	—	—	sol
Neochloris cohaerens Deason et Cox	sol	sol	—
N. minuta Arce et Bold	—	sol	—
Spongiochloris minor Chantanachat et Bold	sol	—	sol
Neospongiococcum multinucleatum (Starr) Deason	sol	—	—
Dictyococcus sp.	—	—	sol
Dictyochloris sp.	—	sol	sp
Tetraedron minutum (A. Br.) Hansg.	sol	—	—
Chloranomala palmelloides Mitra	sol	—	—
Chlorella luteoviridis Chod.	—	—	sol
C. mirabilis V. Andr.	—	—	sol
Chlorosarcina stigmatica Deason	sol	—	—
Chlorosarcina sp.	—	—	sol

Отдел, порядок, вид	Муравейник		Фоновое сообщество
	центр	кольцо	
Chlorosarcinopsis aggregata Arce et Bold	—	—	sp-cop1
C. deficiense Groover et Bold	—	sol	—
Tetracystis sp.	—	sol	sol
Pseudopleurococcus printzii Visch.	—	—	sol
Desmococcus vulgaris Brand	—	sp-cop2	sp-cop1
Mesotaenium macrococcum Roy et Bisset	sol	—	—
Xanthophyta			
Pleurochloris anomala James	sp	—	—
Botrydiopsis eriensis Snow	sol	—	—
Heterococcus chodatii Visch.	sol	—	—
Botrydium becherianum Visch.	—	cop2	—
Bacillariophyta			
Achnantes exigua Grun.	—	sol	sol
A. lanceolata (Bréb.) Grun.	—	—	sol
A. linearis (W. Sm.) Grun.	—	—	sol
Navicula cryptocephala Kütz. var. *veneta* (Kütz.) Grun.	—	sol	—
N. minima Grun.	—	—	sol
N. minuscula Grun.	sol	—	sol
N. mutica Kütz. var. *mutica*	—	—	sol
N. mutica Kütz var. *nivalis* (Ehr.) Hust.	sol	—	sol
N. pelliculosa (Bréb.) Hilse	—	—	sol
Navicula protracta Grun.	—	sol	—
N. schoenfeldii Hust.	—	—	sol
N. tridentula Krasske	—	—	sp
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	cop2	—	sp
Nitzschia frustulum (Kütz.) Grun.	sol	—	—
Euglenophyta			
Euglena sp.	sol	—	—

Примечание. * — виды, обнаруженные только в полынных фисташниках.

центрированным средам, какими являются муравейники, относительно немного (Лиховидов, Булик, 1972; Лиховидов, 1973, 1979; Пивоварова, 1985, 1987а, б; Штина, 1985). На муравейниках и в окружающих их разнотравно-осоково-мятликовых сообществах фисташников Бадхыза было выявлено 74 вида водорослей, из них синезеленых (*Cyanophyta*) — 31, зеленых (*Chlorophyta*) — 24, эвгленовых (*Euglenophyta*) — 1, желто-зеленых (*Heterocontae*) — 4, диатомовых (*Bacillariophyta*) — 14 видов (табл. 3).

Анализ флористического состава показал, что среди синезеленых абсолютное большинство видов принадлежит двум семействам — *Nostocaceae* (7 видов) и *Oscillatoriaceae* (11 видов), причем синезеленые из пор. *Chroococcales* на муравейниках отсутствуют.

В состав зеленых входят хлорококково-хлоросарциновые комплексы *Chlorococcales, Chlorosarcinales*, представители нитчатых зеленых из пор. *Ulotrichales* отсутствуют. Из остальных зеленых — единичные виды из порядков *Volvocales, Palmellales, Mesotaeniales.*

К особо редким видам для пустынных фитоценозов следует отнести встреченный только на муравейниках *Botrydium becherianum*, относящийся к желто-зеленым макроводорослям из отдела *Heterocontae.*

Таким образом, во флоре альгогруппировок на муравейниках выражены общие черты альгофлоры пустынной области Старого Света (Новичкова-Иванова, 1980), заключающиеся в преобладании синезеленых и ограниченном разнообразии жел-

то-зеленых. Региональные особенности, связанные с географическим положением Бадхыза и прежде всего с его высотными отметками (низкогорья), проявляются в увеличении доли зеленых водорослей — хлорококковых и хлоросарциновых, которые во флоре водорослей равнинных пустынь играют несравненно меньшую роль.

Особенности флористического разнообразия альгогруппировок на муравейниках и в фоновом сообществе выявлены при сопоставлении числа видов этих экотопов (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Распределение водорослей на экотопах муравейников и в окружающих их растительных сообществах по числу видов

Фоновое сообщество	Муравейник	
	периферическая зона (кольцо)	центральная зона
37	19	34
	46(7)	
Всего	74(16)	

Примечание. В скобках — число общих видов.

Применение формулы Жаккара к этим 3 спискам выявило невысокое флористическое сходство между составом водорослей беспокровного субстрата и периферическими разнотравно-мятликовыми и мятликовыми группировками (кольцо): $K=c/(a+b-c)=15\%$; сходство флористического состава группировок водорослей муравейников и фонового растительного покрова — 24%. Из этого следует, что эти 3 экотопа по флористическому составу водорослей мало сходны и на муравейниках формируются специфичные микрогруппировки водорослей.

Для видов водорослей этих 3 контрастных экотопов были вычислены встречаемость и классы постоянства (табл. 5).

Сопоставление списков видов высокого класса постоянства 3 типов местообитаний или экотопов с различными микроклиматическими и эдафическими условиями как следствие зоогенных и фитогенных факторов показывает существенное различие во флоре альгогруппировок на муравейниках и на окружающих их растительных сообществах. Кроме того, выявление встречаемости водорослей послужило основанием для более точного определения их экологического разнообразия (табл. 6).

Установлено, что флора альгогруппировок каждого экотопа резко обособлена, она включает в себя значительное число монотопных видов (от 53 до 78.5%) и очень небольшое число эвритопных (около 5—6%). Можно предположить, что наибольшим сходством будут обладать альгогруппировки водорослей, формирующиеся на разнотравно-мятликовом кольце, поскольку в них по сравнению с другими экотопами меньше монотопных видов. Кроме того, на оголенном субстрате центральной зоны муравейника обнаружено 2 вида с встречаемостью 80%, тогда как самая высокая встречаемость на фоновом сообществе не превышала 60% и отсутствовали эвритопные виды.

Таким образом, изучение влияния муравьев на состав и структуру растительного покрова фисташников, в том числе и на группировки почвенных водорослей, позволило сделать ряд выводов.

1. В результате жизнедеятельности муравьев существенно изменяются структура верхних почвенных горизонтов и почвообразовательный процесс. Осоково-мятликовая дернина разрушается, и на муравейниках сначала формируются разнотравные и мятликовые микрогруппировки, а затем чистые мятликовые. Как

ТАБЛИЦА 5

Встречаемость (%) и распределение водорослей в фоновом разнотравно-осоково-мятликовом сообществе и на муравейниках (по классам постоянства)

Класс постоянства, встречаемость, %	Фоновое сообщество	Муравейники	
		кольцо	центр
II, 40	*Chlorococcum minutum* *Chlorosarcinopsis aggregata* *Desmococcus vulgaris* *Nostoc microscopicum* *Microcoleus vaginatus* Всего 5 видов	*Dictyochloris* sp. *Botrydium becherianum* *Nostoc microscopicum* *Phormidium autumnale* *Microcoleus vaginatus* *Navicula mutica* var. *nivalis* Всего 6 видов	*Spongiochloris minor* *Chlorosarcina stigmatica* *Tetracystis* sp. *Botrydiopsis eriensis* *Euglena* sp. *Nostoc microscopicum* *Schizotrix lardacea* *Navicula minuscula* Всего 8 видов
III, 60	*Nostoc punctiforme* f. *populorum* *Phormidium molle* *Schizothrix arenaria* Всего 3 вида	*Nostoc punctiforme* f. *populorum* *Schizothrix lardacea* Всего 2 вида	*Nostoc punctiforme* f. *populorum* *Microcoleus vaginatus* *Hantzschia amphioxys* Всего 3 вида
IV, 80	0	0	*Phormidium foveolarum* *Navicula mutica* var. *nivalis* Всего 2 вида
V, 100	0	*Hantzschia amphioxys* Всего 1 вид	0

показали наши наблюдения, осока, произрастающая на более бедных и более тяжелых по механическому составу почвах, не может конкурировать с мятликом на рыхлых, обогащенных азотом участках, какими являются муравейники.

2. Муравейники являются особой экологической нишей по сравнению с окружающими их сообществами. Основная отличительная черта формирующихся на них микрогруппировок — высокий показатель жизненности доминирующих растений, особенно мятлика, и соответственно высокая продуктивность (до 360 г/м^2 на муравейнике по сравнению с 70 г/м^2 в сообществе).

3. Микрогруппировки на муравейниках снабжают окружающие территории семенами и луковичками мятлика высокой кондиции. Этот генофонд, несмотря на преимущественное вегетативное размножение мятлика, несомненно, должен иметь определенное значение в функционировании этих аридных фитоценозов.

ТАБЛИЦА 6

Распределение видов водорослей 3 экотопов фисташников с учетом их экологической амплитуды

Тип распространения, встречаемость, %	Фоновое растительное сообщество		Разнотравно-мятликовое кольцо муравейника		Центральная беспокровная зона муравейника	
	число видов	% от общего числа	число видов	% от общего числа	число видов	% от общего числа
Монотопный, 20	29	78.5	10	53.0	21	60.9
Стенотопный, 40	5	13.5	6	31.2	8	24.2
Гемистенотопный, 60	3	8.0	2	10.5	3	9.1
Гемиэвритопный и эвритопный, 80—100	0	—	1	5.3	2	5.8
Всего видов	37		19		34	

4. Возникающие в результате деятельности муравьев мятликовые микрогруппировки, по-видимому, являются отдаленными аналогами субтропических степей, поскольку последние представлены чисто злаковыми сообществами (Рубцов, 1956; Janssen, 1986).

5. Особые условия местообитания (на муравейниках) определяют коренное изменение состава и структуры травяного покрова и группировок почвенных водорослей. Изучение альгосинузий фоновых сообществ и связанных с ними альгогруппировок муравейников позволило существенно расширить флористический список водорослей. В фисташниках Бадхыза выявлено 132 вида (Новичкова-Иванова, Чаплыгина, 1989), причем за счет альгофлоры муравейников ее видовой состав увеличился на 25%. Всего на муравейниках обнаружено 46 видов водорослей, из них 30 присущи только муравейникам. Среди этих 30 видов были встречены редкие, не отмеченные ранее для сообществ пустынной Афро-Азиатской области виды водорослей, например *Botrydium becherianum* из желто-зеленых. Разнообразие увеличивается за счет синезеленых из ностоковых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Б. Д. Влияние деятельности степной пеструшки на почвенный и растительный покров сухих степей Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 6. С. 24—35. — *Абатуров Б. Д.* Формирование микрорельефа и комплексного почвенного покрова в полупустыне Северного Прикаспия как результат жизнедеятельности малого суслика // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 224—249. — *Баранов В. И., Горшенин К. П.* К познанию солонцовых комплексов черноземной полосы Западной Сибири // Тр. Сиб. ин-та сельского хозяйства и лесоводства. Омск, 1927. Т. 7. № 1. С. 47—57. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня // Тр. Бюро прикл. бот. 1915. Т. 8. Вып. 10—11. С. 1113—1443. — *Гуричева Н. П., Дмитриев П. П.* Взаимоотношения между растительным покровом и животными // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука, 1983. С. 172—180. — *Димо Н. А.* Из наблюдений над муравьями // Тр. Саратовск. общ. естествоиспыт. и любителей естествознания. Саратов, 1903—1904. Т. 4. Вып. 3. С. 109—125. — *Димо Н. А.* Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана // Русский почвовед. 1916. № 7—10. С. 153—190. — *Жигульская З. А.* Муравьи горно-степных ландшафтов Тувы и Южной Хакасии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1969. 20 с. — *Захаров А. А.* Муравей, семья, колония. М.: Наука, 1978. 143 с. — *Келлер Б. А.* Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. I // Тр. Гос. солонцово-мелиор. ин-та. Воронеж, 1923. С. 1—16. — *Лавренко Е. М.* Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. 1952. Вып. 8. С. 40—70. — *Лавренко Е. М., Юнатов А. А.* Залежный режим в степях как результат воздействия полевки Брандта на степной травостой и почву // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 128—139. — *Лиховидов В. Е.* Мирмекофауна юго-восточной Украины как структурный лемент лесных биоценозов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1973. 17 с. — *Лиховидов В. Е.* Влияние муравьев на почвенные водоросли и простейших // Муравьи и защита леса. Матер. VI Всес. симп. Тарту: Изд-во АН СССР, 1979. С. 58—61. — *Лиховидов В. Е., Булик И. К.* Некоторые данные о связи почвенных простейших с муравейниками в лесах юго-восточной Украины // Проблемы почвенной зоологии. Баку, 1972. С. 94—95. — *Марков С. Ю., Толчин В. А.* Степная пеструшка и ее роль в биогеоценозах степей Минусинской котловины // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука, 1975. С. 117—119. — *Мордкович В. Г.* Степные экосистемы. Новосибирск: Наука, 1982. 204 с. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с. — *Новичкова-Иванова Л. Н., Чаплыгина О. Я.* Почвенные водоросли // Фисташники Бадхыза. Л.: Наука, 1989. С. 47—67. — *Пачоский И. К.* Основы фитосоциологии. Херсон: Изд-во Студенч. комитета сельскохоз. техникума, 1921. 346 с. — *Пивоварова Ж. Ф.* Водоросли и простейшие муравейников Formica polyctena Först. степных экосистем Кулунды // Тр. IX Межд. коллокв. по почвенной зоологии. М.; Вильнюс, 1985. С. 211. — *Пивоварова Ж. Ф.* Водорослевая флора муравейников // Проблемы почвенной зоологии. Матер. докл. IX Всес. совещ. Тбилиси, 1987а. С. 219—220. — *Пивоварова Ж. Ф.* Особенности распределения водорослей в муравейниках Formica polyctena

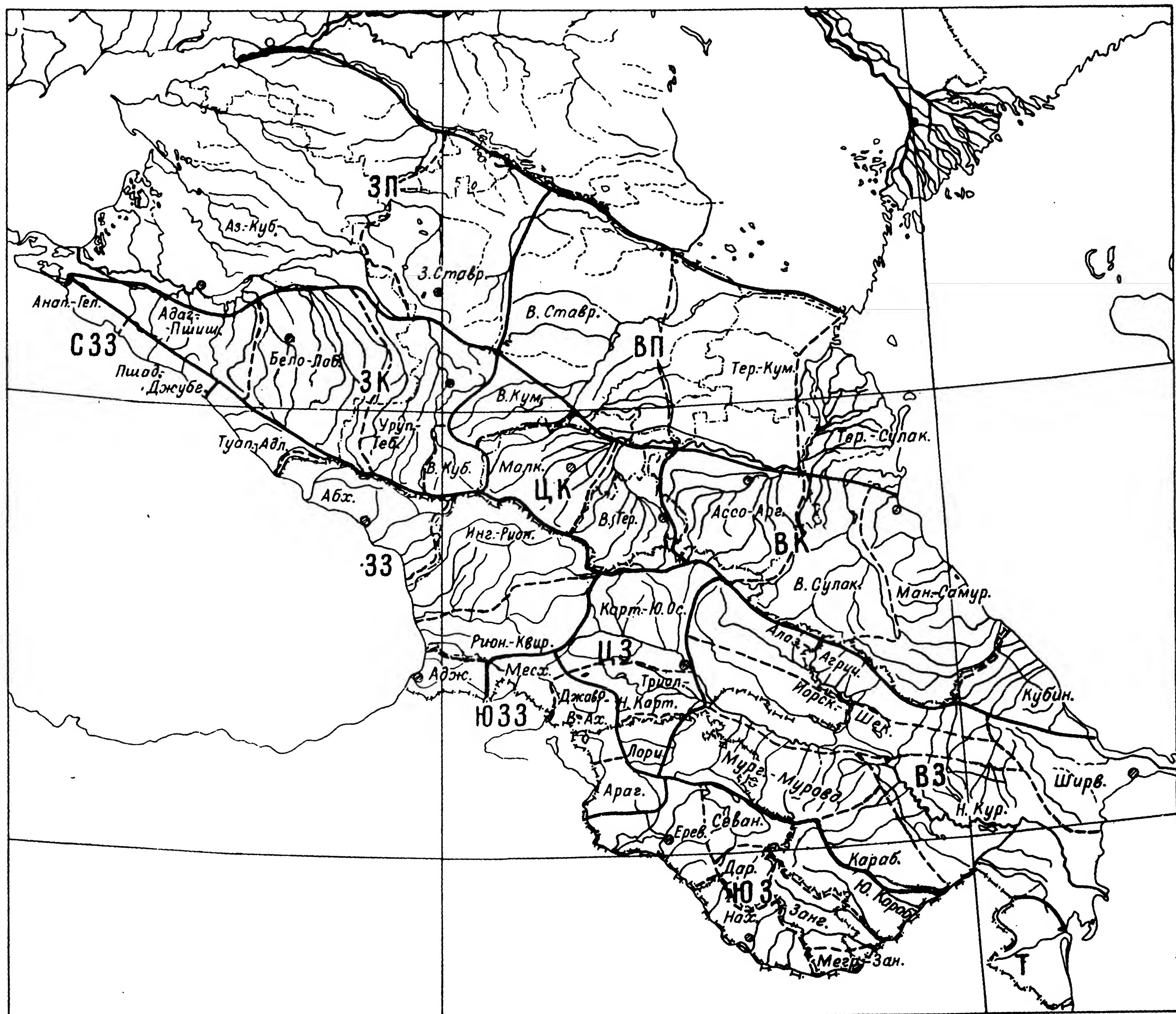
Först. в лесостепном ландшафте // Муравьи и защита леса. VIII Всес. мирмекол. симп. Новосибирск, 1987б. С. 46—47. — *Родин Л. Е.* Динамика растительности пустынь. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 227 с. — *Ротшильд Е. В.* Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М.: Изд-во МГУ, 1968. 97 с. — *Рубцов Н. И.* Субтропические низкотравные степи (полусаванны) // Растительный покров СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 2. С. 585—588. — *Стационарные* исследования фисташников Бадхыза // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 799—809; № 7. С. 915—920; № 9. С. 1212—1221. — *Стебаев И. В., Титлянова А. А., Мордкович В. Г.* и др. Животное население и узловая морфо-функциональная структура биогеоценозов горно-котловинных степей юга Сибири // Зоол. журн. 1968. Т. 47. Вып. 11. С. 1603—1619. — *Формозов А. Н., Воронов А. Г.* Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение // Уч. зап. МГУ. Зоология. 1939. Вып. 20. С. 3—112. — *Штейнберг Д. М.* Фауна такыров // Такыры западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 83—85. — *Штина Э. А.* Значение почвенных водорослей в зарастании выбросов животных // IX Межд. коллокв. по почвенной зоологии. Тез. докл. М., 1985. С. 257. — *Юрцев Б. А.* Основные направления современной науки о растительном покрове // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1380—1395. — *Gallè L.* Niche analysis and competitive strategies of grassland ants (preliminary communication) // Acta biol. 1980. T. 26. Fasc. 1—4. — *Janssen A.* Flora und Vegetation der Savannen von Humaita und ihre Standortbedingungen // Dis. bot. J. Cramer. 1986. Bd 93. H. 14. S. 324. — *Lèvieux J.* The soil fauna of tropical savannas. IV. The ants // Ecosystems of the world. Tropical savannas. Amsterdam; Oxford; N. Y.: Acad. Press, 1983. Vol. 13. P. 525—540.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 2 III 1989

SUMMARY

Ant-repers Messor intermedius exert considerable influence on the structure of herb-sedge-bluegrass layer of pistache-woodland. Special microaggregations with predominance of herbage and then of bluegrass are formed on ant-hills. Specific algal synusia are associated with plant aggregations on ant-hills. The flora of these synusia was shown to consist of 46 species; 30 of them which constitute nearly 25% of the total soil algal flora in pistache-woodland are characteristic only of herbage and bluegrass microassociations. The study of ant-hills as one of the ecological niches from the total combination of unit econiches (Yurtsev, 1988, P. 1383) allowed to show their role in the formation of mosaic structure of herbaceous layer of pistache-woodlands and in the increase of species diversity of the soil algal flora.



Карта районов флоры Кавказа.

Объяснения в тексте.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.527.5 (-924.72/.76)

Ю. Л. Меницкий

ПРОЕКТ «КОНСПЕКТ ФЛОРЫ КАВКАЗА». КАРТА РАЙОНОВ ФЛОРЫ

Yu. L. MENITSKY. THE PROJECT «THE SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN FLORA». THE MAP OF FLORISTIC DISTRICTS

Подводятся итоги изучения флоры Кавказа. Новый конспект флоры Кавказа призван обобщить все имеющиеся флористические данные по этому региону и примыкающим территориям сопредельных стран и создать критическую сводку по флоре Кавказа. Дается новая карта естественных районов Кавказа, которая будет использована для указания распространения растений в «Конспекте», и подробное описание этих районов.

Первый 200-летний период изучения флоры Кавказа, начатый экспедициями П. Турнефора в самом начале XVIII в., помимо многих специальных работ был ознаменован созданием таких основополагающих трудов этого времени, как «Крымско-Кавказская флора» М. Биберштейна (Bieberstein, 1808—1819), «Российская флора» К. Ф. Ледебура (Ledebour, 1842—1853) и «Флора Востока» Э. Буасье (Boissier,1867—1888). Достижения флористики этого периода были подытожены к концу XIX в. В. И. Липским (1899). Конспект флоры Кавказа, составленный этим крупнейшим знатоком флоры данного района, включал в себя около 4000 известных к тому времени кавказских видов (с кратким указанием распространения) и не потерял своего значения до настоящего времени.

В XX в. обозначился новый этап в ботанических исследованиях на Кавказе. Основными достижениями кавказской флористики и систематики дореволюционного периода являются серия монографий «Flora caucasica critica» (Кузнецов, Буш, Фомин, 1901—1916), в которых даются подробные описания видов, их синонимика, полная цитация кавказских местонахождений, и дендрологическая сводка Я. С. Медведева (1919).

В послереволюционный период флористические исследования на Кавказе были значительно интенсифицированы благодаря реорганизации центральных ботанических учреждений (с созданием в Ленинграде Ботанического института АН СССР), расширению и созданию новых вузовских научных центров в Москве, Ростове и других городах Северного Кавказа, и особенно созданию ботанических институтов республик Закавказья. В этот период развития кавказской флористики появились монументальные труды А. А. Гроссгейма, опубликовавшего 2 издания «Флоры Кавказа» (Гроссгейм, 1928—1934, 1939—1967) и «Определитель растений Кавказа» (Гроссгейм, 1949). К сожалению, 2-е издание «Флоры» из-за смерти автора и отсутствия подготовленной рукописи осталось незавершенным; его последний 7-й том был переработан кавказскими и ленинградскими ботаниками.

Очень существенные добавления к систематике родов кавказской флоры (а иногда и основополагающие ревизии) сделаны различными авторами в монументальной 30-томной «Флоре СССР» (1934—1964).

Наряду с общекавказскими флорами в конце 20-х и особенно на рубеже 30—40-х годов появляются и региональные: «Флора Талыша» А. А. Гроссгейма (1926), 4-томная «Флора Абхазии» А. А. Колаковского (1938—1949; 2-е изд. — 1980—1986), к сожалению, лишенная синонимики; коллективные «Флора Грузии» (на грузинском языке; 1941—1952; 2-е изд. — 1971—1987, не закончено), «Флора Армении» (1954—1987, не закончена), «Флора Азербайджана» (1950—1961), «Определитель растений Грузии» (на грузинском языке; 1964—1969). Из региональных определителей опубликованы «Определитель растений Аджарии» (Дмитриева, 1960, 1990) и «Флора Еревана» (Тахтаджян, Федоров, 1972; это русское издание вышедшей в 1946 г. на армянском языке «Флоры»).

Обобщающие работы по флоре Предкавказья и Северного Кавказа сравнительно немногочисленны. К числу важнейших сводок следует отнести «Определитель растений сенокосов и пастбищ Северного Кавказа» А. И. Галушко (1964), «Деревья и кустарники Северного Кавказа» (1967), «Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья» И. С. Косенко (1970), к сожалению, лишенный районирования и точных указаний распространения видов; 4-томный определитель «Флора Северного Кавказа» (Галушко, 1978—1981), а также ряд региональных флористических сводок по флоре Хеви (Сахокия, Хуцишвили, 1975), верховий Ассы и Аргуни (Очиаури, 1981), Ставропольского края (Танфильев, Кононов, 1987). Ежегодно публикуются заметки о флористических находках, ревизии отдельных таксонов и номенклатурных изменениях в них.

Завершены или приближаются к завершению публикации новейших «Флор» сопредельных с Кавказом территорий: «Flora Europaea» (1964—1980), «Flora of Turkey» (1965—1988), «Flora Iranica» (Rechinger, 1964—1989), «Флора европейской части СССР» (1974—1989). Накопленные новые флористические материалы, а также приближающийся конец XX столетия как известный рубеж исследований требуют обобщения всех данных и создания современной критической сводки по флоре Кавказа, учитывающей все произошедшие за 100-летие достижения в отечественной флористике и систематике и вместе с тем «стыкующейся» с уже вышедшими современными обработками флор сопредельных с Кавказом территорий. Кроме того, с чисто практической точки зрения необходимо констатировать, что не только первое издание «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма и его «Определитель», но и первые тома «Флоры СССР» и республиканских «Флор» значительно устарели и требуют не только систематической, но часто весьма значительной номенклатурной коррекции. Эта трудоемкая, но нужная всем работа в последнее время была выполнена С. К. Черепановым (1973, 1981; готовится новое издание).

Проект пересмотра флористического состава Кавказа и составления «Конспекта флоры» был разработан по инициативе Отдела высших растений БИН АН СССР под руководством акад. А. Л. Тахтаджяна при участии д. б. н. Ю. Л. Меницкого и ряда сотрудников закавказских ботанических учреждений; он был доложен в 1985 г. на заседании сессии Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» в г. Сухуми (Троицкая, 1986).

По замыслу инициаторов, «Конспект флоры Кавказа» должен представлять собой перечень таксонов кавказской флоры, созданный авторским коллективом в результате критической ревизии видового состава и объема видов высших растений, дико произрастающих и натурализовавшихся в данном регионе.

Макет издания включает в себя проект составления описаний (цитирования синонимики, типификации видов, указания кавказского и общего распространения) и карту (см. рисунок на вклейке). Для указания распространения видов на Кавказе А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким составлена оригинальная карта районов флоры. Выделение основных естественных районов было проведено с учетом флористического и ботанико-географического районирования Кавказа по «секторальному» принципу, последовательно проведенному А. А. Гроссгеймом и Д. И. Сосновским (1928), Гроссгеймом (1939, 1949), Е. В. Шифферс (1953), а

для Северного Кавказа в целом — лесотипологом проф. Б. Ф. Остапенко (1968). Авторы настоящего районирования полагают, что единство естественного района выражается не в однообразии флоры на всех участках его территории, а в однотипности поясного ряда на всем его пространстве, т. е. каждый район представляет собой многомерную ботанико-географическую и флористическую единицу. Вместе с тем представленное в настоящей работе районирование Кавказа не претендует на выделение флористических или ботанико-географических провинций или округов, а скорее представляет собой 2-ступенчатую схему естественно-исторических районов, удобную для указания распространения растений.

На территории Кавказа выделено 11 основных районов, связанных с Большим или Малым Кавказом, и один, относящийся к другой горной системе — Эльбрусу (Талыш). Для уточнения распространения видов основные районы подразделены на 2—6 «микрорайонов» с удобными для картирования и вместе с тем естественными границами, в большинстве случаев проходящими по водоразделам, а также по границам плато и обширных низменностей. Для выделения этих микрорайонов были использованы районирования республиканских «Флор» — Грузии (Макашвили, Сосновский, 1941), Армении (Тахтаджян, 1954), Азербайджана (Прилипко, 1950). Являясь адекватными для представления флористического богатства каждой республики, районы этих флор для достижения размерной совместимости и согласованности в масштабах всего Кавказа были укрупнены. Границы «микрорайонов» Северного Кавказа проведены с учетом лесной поясности и состава лесообразующих пород, исследованных лесотипологами Харьковского с.-х. института под руководством проф. Б. Ф. Остапенко (1968). Выделенные там районы ограничены водоразделами крупных рек, достаточно естественны и удобны для использования во флористических работах.

Районы флоры Кавказа

Северная граница районов флоры проходит от г. Ростова-на-Дону по Кумо-Манычской впадине, южная — по государственной границе СССР с Турцией и Ираном между Черным и Каспийским морями.

ЗП — Западное Предкавказье

На западе ограничено побережьем Азовского и Черного морей, на востоке — на большей части своего протяжения — водоразделом рек Кума и Калаус и проходит через населенные пункты Курсавка—Петровское (Светлоград)—Ипатово—Дивное. Район включает в себя лесостепные территории правокалаусских высот. Южная граница проходит южнее р. Кубань по линии ст. Варениковская—р. Адагум — ст. Северская—г. Белореченск—ст. Темиргоевская—г. Невинномысск—Курсавка.

Аз.-Куб. — Азово-Кубанский район. Восточная граница совпадает с западной административной границей Ставропольского края. Район включает в себя южную часть Ростовской обл. и северную равнинную часть Краснодарского края.

З. Ставр. — Западноставропольский район. Включает в себя северо-западный участок территории Ставропольского края и крайне западный участок Калмыцкой АССР, расположенный к юго-западу от оз. Маныч-Гудило.

ВП — Восточное Предкавказье

Восточной границей является побережье Каспийского моря между устьем р. Кумы и г. Махачкалой, южная граница проходит по линии Курсавка — г. Минеральные Воды—г. Прохладный—правобережье р. Терек—г. Гудермес—г. Хасавюрт—г. Махачкала.

В. Ставр. — Восточноставропольский район. Восточная граница района проходит приблизительно по меридиану г. Моздока и совпадает с Терско-Кумским и Терско-Манычским каналами. Включает в себя степные районы Ставропольского края, а также северные территории Кабардино-Балкарской и Северо-Осетинской АССР.

Тер.-Кум. — Терско-Кумский район. Восточной границей является административная граница Дагестанской АССР, пересекающая южную между г. Гудермесом и г. Хасавюртом, идущая на север до г. Кизляра по р. Терек, далее к северу проходит в меридиональном направлении несколько западнее автомагистрали Кизляр—Астрахань. Включает в себя полупустынные районы Ставропольского края, северные полупустынные территории Чечено-Ингушской и Дагестанской АССР (главным образом Ногайскую степь). Район полынных и солянковых полупустынь и псаммофильных растительных группировок.

Тер.-Сул. — Терско-Сулакский район. Район заболоченных и засоленных почв дельты р. Терек, низовий рек Аксай, Акташ и Сулак в пределах северного равнинного Дагестана, с преобладанием приплавневых и лиманных лугов, литоральных группировок, а также солянково-полынных комплексов.

ЗК — Западный Кавказ

Западная граница проходит по западным отрогам Большого Кавказа (меридиан г. Анапы), восточная — по Кубано-Терскому и Кубано-Кумскому водоразделам, северная — по предгорьям (ст. Варениковская—Курсавка), южная — по водоразделу Главного Кавказского хр. (от Анапы до меридиана Эльбруса).

Адаг.-Пшиш. — Адагум-Пшишский район. Восточная граница проходит по водоразделу рек Пшиш и Пшеха.

Бело-Лаб. — Бело-Лабинский район. Восточную границу на юге образуют водоразделы рек Большая Лаба и Большой Зеленчук, на севере (до г. Армавира) — рек Синюха и Уруп.

Уруп-Теб. — Уруп-Тебердинский район. Восточная граница на юге проходит по водоразделу рек Теберда и Доут (до г. Карачаевска), далее к северу совпадает с границей ЗК.

В.-Куб. — Верхнекубанский район. Включает в себя верховья р. Кубани.

ЦК — Центральный Кавказ

Северная граница проходит по предгорьям (Курсавка—г. Моздок), восточная — по водоразделу рек Терек—Асса, Терек—Сунжа и далее к северу по линии Владикавказ—г. Моздок, южная — по водоразделу Главного Кавказского хр. от меридиана горы Эльбрус до меридиана горы Шан.

В. Кум. — Верхнекумский район. Юго-восточной границей является водораздел рек Кума и Малка (до горы Бермамыт на юге), южной и западной — граница ЗК.

Малк. — Малкинский район. Восточную границу образует водораздел между р. Малка и реками Псыгансу и Лескен (притоки р. Терек); для удобства картирования в горных районах принята административная граница между Кабардино-Балкарской и Северо-Осетинской АССР. Южная граница проходит по водоразделу Главного Кавказского хр. от меридиана горы Эльбрус до меридиана горы Суган.

В. Тер. — Верхнетерский район. Охватывает территорию бассейна верхнего Терека на северном склоне Большого Кавказа, а также западные оконечности Терского и Сунженского хребтов в пределах Северо-Осетинской АССР; с запада включает в себя примыкающие равнинные территории Кабардино-Балкарской, с востока — Чечено-Ингушской АССР (западнее меридиана г. Владикавказ—г. Моздок).

ВК — Восточный Кавказ

Северная граница проходит по правобережью р. Терек через г. Моздок—г. Гудермес—г. Хасавюрт—г. Махачкала, восточная — по берегу Каспийского моря, южная — по водоразделу Главного Кавказского хр. от меридиана горы Шан до его восточной оконечности и упирается в море по линии гора Дюбрар—с. Килязи.

Ассо-Арг. — Ассо-Аргунский район. Включает в себя Терский и Сунженский хребты в пределах Чечено-Ингушской АССР, бассейны р. Сунжа и ее притоков (Асса, Аргун и др.) в пределах Чечено-Ингушской АССР и Душетского р-на Грузии. Восточной границей является административная граница Дагестанской АССР и северной части Ахметского административного р-на Грузии, южной — водораздел Главного Кавказского хр. от меридиана горы Шан до горы Бол. Борбало.

В. Сулак. — Верхнесулакский район. Охватывает верхние части бассейнов рек Аксай и Акташ, среднюю и верхнюю части бассейна р. Сулак и его притоков — Андийского, Аварского, Кара- и Казикумухского Койсу, включая северную часть Ахметского р-на Грузии. Северная граница идет по трассе Гудермес—г. Махачкала от административной границы Дагестанской АССР до водораздела рек Сулак—Шура-Озень (восточнее г. Кизилюрта), восточная — по водоразделам р. Сулак и его притоков и многочисленных рек Дагестана восточного направления, впадающих в Каспийское море, южная — по водоразделу Главного Кавказского хр. от горы Бол. Борбало до горы Гутон.

Ман.-Самур. — Манас-Самурский район. Охватывает бассейны рек прикаспийского Дагестана от р. Шура-Озень до р. Самур. Северная граница идет по линии г. Кизилюрт—г. Махачкала, юго-западная — по водоразделу Главного Кавказского хр. от горы Гутон до горы Базар-Дюзю, юго-восточная — от последней вдоль административной границы Азербайджанской АССР до р. Самур и далее по р. Самур до Каспийского моря.

Кубин. — Кубинский район. Занимает северный склон восточной оконечности Главного Кавказского хр. от северо-восточной административной границы Азербайджанской ССР до линии гора Дюбар—с. Килязи на юге.

Включает в себя Хачмасский, Кубинский, Кусарский и Дивичинский административные р-ны Азербайджанской ССР.

СЗЗ — Северо-Западное Закавказье

С северо-востока ограничено водоразделом западной оконечности Главного Кавказского хр., с юго-запада — побережьем Черного моря; простирается между г. Анапой и г. Туапсе.

Анап.-Гел. — Анапа-Геленджикский район. Занимает сектор территории между г. Анапой и с. Джанхот.

Пшад.-Джубг. — Пшадско-Джубгский район. Занимает сектор территории от с. Джанхот до г. Туапсе.

ЗЗ — Западное Закавказье

Северо-западная граница проходит по р. Туапсе (от г. Туапсе до вершины Гойтхского перевала), северо-восточная — по водоразделу Главного Кавказского хр. от Гойтхского перевала приблизительно до массива горы Халаца, юго-западная и западная — по Сурамскому, Аджаро-Имеретинскому и Арсианскому хребтам.

Туап.-Адл. — Туапсе-Адлерский район. Восточная граница совпадает с административной границей Абхазии.

Абх. — Абхазский район. Совпадает с административными границами этой республики.

Инг.-Рион. — Ингури-Рионский район. Занимает северную часть Колхидской низменности от р. Ингури на севере до р. Пичори на юге и окружающие ее горные районы, примыкающие к Большому Кавказскому хр. (между горой Гвандра и горой Халаца).

Включает к себя следующие административные р-ны Грузии: Зугдидский, Хобский, Цхакайский, Абашинский, Цаленджихский, Чхороцхуский, Гегечкорский (Мингрелия), Местийский, Лентехский (Сванетия), Цагерский, Амбролаурский, Онский (Рача-Лечхуми).

Рион.-Квир. — Рионо-Квирильский район. Занимает центральную и южную части Колхидской низменности с окружающими ее горными районами, примыкающими к системе Малого Кавказа. Сектор включает в себя территории от р. Пичори до административной границы Аджарской ССР (Имеретию и Гурию). Восточной и южной границами являются водоразделы Сурамского и Аджаро-Имеретинского хребтов.

Включает в себя административные р-ны Грузии: Самтредский, Цулукидзевский, Цхалтубский, Зестафонский, Орджоникидзевский, Сачхерский, территории, подчиненные горсоветам г. Ткибули и г. Чиатура (Имеретия), Махарадзевский и Чохотаурский (Гурия).

Адж. — Аджарский район. Находится в административных границах Аджарии (Кобулетский, Хелвачаурский, Кедский, Шуахевский и Хулойский административные р-ны).

ЦЗ — Центральное Закавказье

Северную границу образует водораздел Главного Кавказского хр. между горами Халаца и Бол. Борбало. На западе территория ограничена Сурамским, восточными отрогами Аджаро-Имеретинского и северо-западными — Триалетского хр., на юго-западе — Абул-Самсарским и Джавахетским хребтами, на юге — Памбакским хр., на востоке — водоразделом Карталинского хр., меридианом г. Тбилиси, восточными частями бассейнов рек Алгети, Храми и бассейнами рек Дзорагет и Памбак — левых притоков р. Дебед.

Карт.-Ю.Ос. — Карталино — Юго-Осетинский район. Занимает Юго-Осетинскую АО, Боржомский (к северу от водораздела Триалетского хр.), Хашурский, Карельский, Горийский, Каспский, Мцхетский, Душетский (закавказская часть), северо-западную часть Гардабанского административного р-на. Южной границей является водораздел Триалетского хр.

Триал.-Н. Карт. — Триалетско-Нижнекарталинский район. Занимает территорию между водоразделами Триалетского, Абул-Самсарского, Джавахетского хребтов и восточной границей района; южная граница совпадает с административной границей Армении.

Включает в себя Цалкинский, Тетрицкаройский, западную часть Гардабанского (к югу от Триалетского хр.), Дманисский, Болнисский, Марнеульский административные р-ны Грузии.

Лори — Лорийский район. Занимает Степанаванский, Спитакский и Калининский административные р-ны Армении.

ВЗ — Восточное Закавказье

На севере территория ограничена водоразделом Главного Кавказского хр. от горы Бол. Борбало до горы Дюбрар, на востоке — побережьем Каспийского моря от с. Килязи до п-ова Сара, на юго-западе — восточной частью Памбакского, Шахдагским, Муровдагским и Карабахским хребтами, на юге — северными границами Джебраильского и Физулинского административных р-нов АзССР, государственной границей СССР с Ираном и северными границами Джалилабадского и Массалинского р-нов АзССР приблизительно по линии с. Талыш-Микейли—п-ов Сара.

Алаз.-Агрич. — Алазань-Агричайский район. Занимает Алазань-Агричайскую (Авторанскую) долину и ее восточное продолжение, влажные юго-западные и южные склоны и отроги Большого Кавказа от горы Бол. Борбало и

Карталинского хр. до горы Бабадаг и Ленгебизского хр., на юг простирается до водораздела Гомборского хр., окаймляющего с севера Иорское плато, и Шекинского нагорья.

Включает в себя административные р-ны Грузии: Тианетский, закавказскую часть Ахметовского, Телавский, Кварельский, Лагодехский, северо-восточную часть Гурджаанского и Цнорского; АзССР: Белоканский, Закатальский, Кахский, Шекинский (севернее р. Агричай), Варташенский, Куткашенский (северную часть), Исмаиллинский (северную часть).

Шире. — Ширванский район. Включает в себя Кобустан и Апшеронский п-ов (Шемахинский — восточнее Ленгебизского хр., Апшеронский административные р-ны АзССР и территорию, подчиненную горсовету г. Баку). Юго-западная граница проходит по Ленгебизскому хр., южная — по линии г. Кази-Магомет—г. Алят.

Иорск.-Шек. — Иорско-Шекинский район. Занимает территорию Иорского плато, северной части Караязской равнины, Джейранчели, Шекинского нагорья и возвышенности Боз-Даг от меридиана г. Рустави на северо-западе до границ Кобустана на юго-востоке. Южной границей является р. Кура, южные склоны возвышенности Боз-Даг и линия г. Мингечаур—г. Турианчай—г. Ахсу.

Включает в себя административные р-ны Грузии: восточную часть Гардабанского, Сагареджойский, южные части Гурджаанского и Сигнахского (к югу от водораздела Гомборского хр.), Цители-Цкаройский; АзССР: северные части (севернее р. Куры) Казахского, Таузского, Шамхорского, Ханларского, северную часть (севернее р. Кюракчай) Касум-Исмаиловского и Евлахского, южные части (к югу от р. Агричай) Кахского и Шекинского р-нов, северную часть Ахсуинского (севернее г. Ахсу), южные части Исмаиллинского и Куткашенского административных р-нов к северу от линии Ахсу—Турианчай.

Мург.-Муровд. — Мургуз-Муровдагский район. Занимает северо-восточную часть Памбакского и восточную часть Базумского хребтов, массив горы Лалвар, Папакарский, Мургузский, северные склоны Шахдагского и Муровдагского хребтов и прилегающие к ним районы низменности до р. Куры (юг Караязской равнины, Гянджа-Казахскую равнину).

Включает в себя Туманянский, Гугаркский, Ноемберянский, Иджеванский, Шамшадинский административные р-ны Армении, южные части (южнее рек Кура и Кюракчай) Казахского, Таузского, Шамхорского, Ханларского, Касум-Исмаиловского, а также Кедабекский, Дашкесанский, Шаумяновский административные р-ны АзССР.

Н. Кур. — Нижнекуринский район. Занимает полупустынные территории Кура-Араксинской низменности — Ширванскую, Мильскую, Муганскую и Сальянскую равнины.

Включает в себя административные р-ны АзССР: Евлахский (к югу от р. Кюракчай и г. Мингечаура), Бардинский, Агдашский, Геокчайский, южную часть Ахсуинского, юго-западную часть Шемахинского (к западу от Ленгебизского хр.), Уджарский, Кюрдамирский, Зардобский, Агджабединский, Ждановский, Имишлинский, Саатлинский, Сабирабадский, Пушкинский, Сальянский.

Караб. — Карабахский район. Занимает северо-восточные склоны Карабахского хр. и южные склоны Муровдагского хр. (в пределах НКАО).

Включает в себя Мир-Баширский, Агдамский административные р-ны АзССР, Мардакертский, Степанакертский, Шушинский, Мартунинский административные р-ны Нагорно-Карабахской АО.

ЮЗЗ — Юго-Западное Закавказье

С запада территория ограничена Арсианским, с севера и востока — восточной частью Аджаро-Имеретинского, западной оконечностью Триалетского, Абул-Самсарским, Джавахетским, западным участком Памбакского хр., на юге включает в себя массив горы Арагац.

Месх. — Месхетский район. Включает в себя Адигенский, Ахалцихский и Аспиндзский административные р-ны Грузии.

Джав.-В. Ах. — Джавахетско-Верхнеахурянский район. Включает в себя южную часть Боржомского (южнее водораздела Триалетского хр.), Ахалкалакский и Богдановский административные р-ны Грузии, Гукасянский и Амасийский административные р-ны Армении.

Араг. — Арагацкий район. Включает в себя Ахурянский, Арагацкий, Артикский, Анийский, западную часть (до р. Касах) Апаранского, северо-восточную часть Талинского и северо-западный участок Аштаракского административных р-нов Армении.

ЮЗ — Южное Закавказье

Территория ограничена с северо-запада подножием массива горы Арагац, с севера — Памбакским, Шахдагским и западной частью Муровдагского хребтами, с востока — Карабахским хр.

Ерев. — Ереванский район. Восточная граница проходит по водоразделу Гегамского хр., юго-восточная — по административной границе НахАССР.

Включает в себя южные части Талинского и Аштаракского, Октемберянский, Наирийский, Апаранский (восточнее р. Касах), Разданский, Эчмиадзинский, Масисский, Арташатский и Араратский административные р-ны Армении.

Севан. — Севанский район. Ограничен с запада Гегамским, с юга — Варденисским, с севера — Шахдагским, с востока — Зангезурским хребтами.

Включает в себя Севанский, им. Камо, Мартунинский, Варденисский и Красносельский административные р-ны Армении.

Дар. — Дарелегисский район. Ограничен на юге Дарелегисским, на востоке — Зангезурским хребтами.

Включает в себя Азизбековский и Ехегнадзорский административные р-ны Армении.

Нах. — Нахичеванский район. Совпадает с административными границами Нахичеванской АССР.

Занг. — Зангезурский район. Занимает юго-западный склон Карабахского нагорья (в пределах бассейна рек Воротан и Баргушат), восточные склоны Зангезурского хр. от водораздела Карабахского нагорья до Мегринского хр. (бассейны рек Воротан и Вохчи).

Включает в себя Сисианский, Горисский, Кафанский (кроме крайнего юго-востока) административные р-ны Армении, северо-восточную часть Зангеланского и западную часть (до водораздела рек Акера и Баргушат) Кубатлинского административных р-нов АзССР.

Мегр.-Зан. — Мегри-Зангеланский район. Ограничен с северо-востока Мегринским, с запада — Зангезурским хребтами.

Включает в себя Мегринский и крайне юго-восточную часть Кафанского административных р-нов Армении и примыкающую к ним южную часть Зангеланского административного р-на АзССР.

Ю. Караб. — Южнокарабахский район. С севера ограничен хр. Муровдаг, с запада — Зангезурским хр., Карабахским нагорьем и водоразделом бассейнов рек Акера и Баргушат, с востока и северо-востока — Карабахским хр. и его южными отрогами. Охватывает верхнюю часть бассейна р. Тертер (западнее Карабахского хр.), бассейн р. Акера и ряда небольших рек, стекающих с южных склонов Карабахского хр. (на востоке до р. Кенделанчай).

Включает в себя Лачинский, Кельбаджарский, восточную часть Кубатлинского, Джебраильский, Физулинский административные р-ны АзССР, Гадрутский административный р-н Нагорно-Карабахской АО.

Т — Талыш

Район Талышинских гор в пределах СССР и Ленкоранской низменности.

Включает в себя Джалилабадский, Массалинский, Ярдымлынский, Лерикский, Ленкоранский и Астаринский административные р-ны АзССР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Определитель растений сенокосов и пастбищ Северного Кавказа // Уч. зап. Кабардино-Балкарского гос. ун-та. Сер. биол. 1964. Вып. 23. С. 1—372. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов: Изд-во Ростовск. гос. ун-та, 1978—1981. Т. 1—4. — *Гроссгейм А. А.* Флора Талыша. Тифлис: Изд-во Наркомзема АзССР, 1926. 273 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 1-е изд. Тифлис: Тип. Полиграфтреста ВСНХ,

1928—1932. Т. 1—3; Баку: Изд-во Аз. Отд. Зак. Фил. Ак. наук СССР, 1934. Т. 4. — *Гроссгейм А. А.* Карта естественных районов Кавказа // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку: Изд-во АН АзССР, 1939. Т. 1. С. VII—IX. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 2-е изд. Баку: Изд-во АН АзССР, 1939—1940. Т. 1—2; М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945—1962. Т. 3—6; Л.: Наука, 1967. Т. 7. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И.* Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края // Изв. Тифл. гос. политех. ин-та. 1928. Вып. 3. С. 1—60. — *Деревья* и кустарники Северного Кавказа / Под ред. А. И. Галушко. Нальчик: Тип. им. Революции 1905 г. Управления по печати при СМ КБАССР, 1967. 535 с. — *Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии. 1-е изд. Тбилиси: Изд-во Ан ГССР, 1960. 447 с.; 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1990. Т. 1—2. — *Колаковский А. А.* Флора Абхазии. 1-е изд. Сухуми: Тр. Абх. науч.-иссл. ин-та Абхазской культуры им. Н. Я. Марра, 1938—1939. Вып. 13, 17. Т. 1—2; Сухуми: Изд-во и тип. Абгиза, 1948—1949. Т. 3—4; 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1980—1986. Т. 1—4. — *Косенко И. С.* Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М.: Колос, 1970. 614 с. — *Кузнецов Н. И., Буш Н. А., Фомин А. В.* Flora caucasica critica. Материалы для флоры Кавказа. Юрьев: Тип. Маттисена, 1901—1916. Вып. 1—44. — *Липский В. И.* Флора Кавказа / Тр. Тифлисск. Бот. сада, 1899. Вып. 4. С. I—XV, 1—584. — *Флора* Грузии. 1-е изд. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1941. Т. 1. 330 с. — *Медведев Я. С.* Деревья и кустарники Кавказа. 3-е изд. Тифлис: Тип. насл. К. П. Козловского, 1919. 485 с. — *Определитель* растений Грузии. Т. 1, 2 / Под ред. Н. Н. Кецховели. Тбилиси: Мецниереба, 1964, 1969. — *Остапенко Б. Ф.* Классификация типов леса и лесотипологическое районирование северного склона Большого Кавказа // Тр. Харьковск. с.-х. ин-та. 1968. Т. 72 (109). С. 45—110. — *Очиаури Д. А.* Конспект флоры Пирикити Хевсурети. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 119 с. — *Прилипко Л. И.* Карта ботанико-географических районов Азербайджана // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950. Т. 1. С. 6. — *Сахокия М. Ф., Хуцишвили Е. И.* Конспект флоры высших растений Хеви (Казбегского района Грузинской ССР). Тбилиси: Мецниереба, 1975. 205 с. — *Танфильев В. Г., Кононов В. Н.* Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь: Ставрополькраймашинформ, 1987. 114 с. — *Тахтаджян А. Л.* Карта районов флоры Армянской ССР // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954. Т.1. С. 6. — *Тахтаджян А. Л., Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. Л.: Наука, 1972. 394 с. — *Троицкая Е. А.* Сессия научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (Сухуми, 23—25 IV 1985) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 838. — *Флора* Азербайджана. Т. 1—8 / Под ред. И. И. Карягина. Баку: Изд-во АН АзССР, 1950—1961. — *Флора* Армении. Т. 1—8 / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954—1987. — *Флора* Грузии. 1-е изд. Т. 1—8 / Под ред. А. К. Макашвили, Д. И. Сосновского (Т. 1—2), Н. Н. Кецховели (Т. 3—8). Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1941—1952. — *Флора* Грузии. 2-е изд. Т. 1—11 / Под ред. Н. Н. Кецховели (Т. 1—10), Р. И. Гагнидзе (Т. 11). Тбилиси: Мецниереба, 1972—1987. — *Флора* европейской части СССР. Т. 1—6, 8 / Под ред. Ан. А. Федорова (Т. 1—6), Н. Н. Цвелева (Т. 8). Л.: Наука, 1974—1989. — *Флора* СССР. Т. 1—30 / Под ред. В. Л. Комарова, Б. К. Шишкина, Е. Г. Боброва. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964. — *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Т. 1—30. Л.: Наука, 1973. 667 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с. — *Bieberstein M. F.* Flora Taurico-Caucasica. T. 1—3. Charkoviae, 1808—1819. — *Boissier E.* Flora Orientalis sive Enumeratio plantarum in Oriente, a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatum. T. 1—5. Basileae et Genevae, 1867—1884. Suppl. 1888. — *Flora* Europaea. Vol. 1—5 / Ed. by T. G. Tutin et al. Cambridge: Univ. Press, 1964—1980. — *Flora* of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 1—10 / Ed. by P. H. Davis. Edinburg: Univ. Press, 1965—1988. — *Ledebour K. F.* Flora Rossica, sive Enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis europaeis, asiaticis et americanis hucusque observatum. Vol. 1—4. Stuttgardia, 1842—1853. — *Rechinger K. H.* Flora Iranica: Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge: Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord-Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan. Lfg. 1—165. Graz (Austria): Akad. Druck- u. Verlagsanst., 1964—1989.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 29 VI 1991

УДК 574.52 : 582.26 © Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 11

А. И. Раилкин

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ НА ПРОДОЛЬНО ОБТЕКАЕМЫХ ПЛОСКИХ ПОВЕРХНОСТЯХ

A. I. RAILKIN. THE DISTRIBUTION OF DIATOMS ON THE LONGITUDINALLY STREAMLINED PLANE SURFACES

Изучали плотность распределения диатомовых водорослей на продольно обтекаемых горизонтальных и вертикальных предметных стеклах, экспонировавшихся при средней скорости течения 4 см/с в продолжение 16 сут на глубине 1.5 м на гидрофлюгере (Раилкин, 1985) осенью 1982 г. в губе Чупа Белого моря. Установлено, что плотность D диатомовых водорослей распределена на предметном стекле в соответствии с градиентом скорости течения вдоль пластины, причем $D = k_1 + k_2/\sqrt{x}$, где k_1, k_2 — константы, x — расстояние от передней кромки пластины. Полученные результаты хорошо согласуются с колонизационной моделью обрастания (Раилкин, 1987).

На распределение и обилие перифитонных диатомовых водорослей на искусственных субстратах могут влиять различные факторы: характер и ориентация субстрата, течение, освещенность, температура, соленость, химический состав воды (включая pH), щелочность, жесткость, растворенные питательные и ростовые вещества, кислород, углекислый газ, загрязнители, а также конкуренция с микроорганизмами и хищничество фитофагов (Patrik, 1948; Hynes, 1970; Round, 1973; Горбенко, 1977; Weitzel, 1979).

На лотические, т. е. развивающиеся в текучих водах, сообщества, в состав которых входят диатомовые водоросли, особенно велико воздействие гидродинамических факторов (Pryfogle, Lowe, 1979). Вокруг обтекаемого водой субстрата образуется пограничный слой заторможенной у его поверхности жидкости, скорость течения в котором падает в направлении течения. Адгезии диатомовых водорослей в текучей воде препятствует напряжение сдвига, тянущее клетки вдоль субстрата. Напряжение сдвига зависит от скорости течения и уменьшается в направлении обтекания. Скорость течения неоднозначно влияет на прикрепление (адгезию) и рост разных видов диатомовых водорослей (Brettum, 1974; Antoine, Benson-Evans, 1982). В методически изящных работах R. J. Stevenson (1983, 1984) детально изучено и показано, как скорость течения контролирует иммиграцию и адгезию диатомовых водорослей к субстрату, их вегетативное размножение и эмиграцию.

В предшествующих исследованиях (Ivlev, 1933; Brettum, 1974; Hosoi et al., 1985; Раилкин и др., 1988) установлено влияние течения на общую биомассу (плотность) обрастания на всей поверхности субстрата. Лишь в некоторых работах изучено распределение диатомовых водорослей на отдельных участках пластины (Munteanu, Maly, 1981; Tanaka, 1985). F. Gessner (1953) показал, что плотность обрастания на передней (к течению) и задней поверхностях вертикального цилиндра значительно больше, чем на боковых, что, по мнению N. Munteanu и E. J. Maly (1981), связано с неодинаковой скоростью течения на разных участках поверхности цилиндра.

В настоящей работе исследовано влияние течения на распределение диатомовых водорослей на продольно обтекаемых плоских поверхностях.

Материал и методика

Материал по диатомовому обрастанию был собран с 27 IX по 18 X 1982 в проливе между мысом Картеш и о-вом Феттах губы Чупа Кандалакшского залива Белого моря. За этот период в поверхностном слое воды температура снизилась от 8 до 1 °С, соленость — от 25 до 23.5‰. Средняя скорость течения

в проливе, по данным А. И. Бабкова с соавт. (1985), равна 4 см/с, максимально зарегистрированная — 27 см/с.

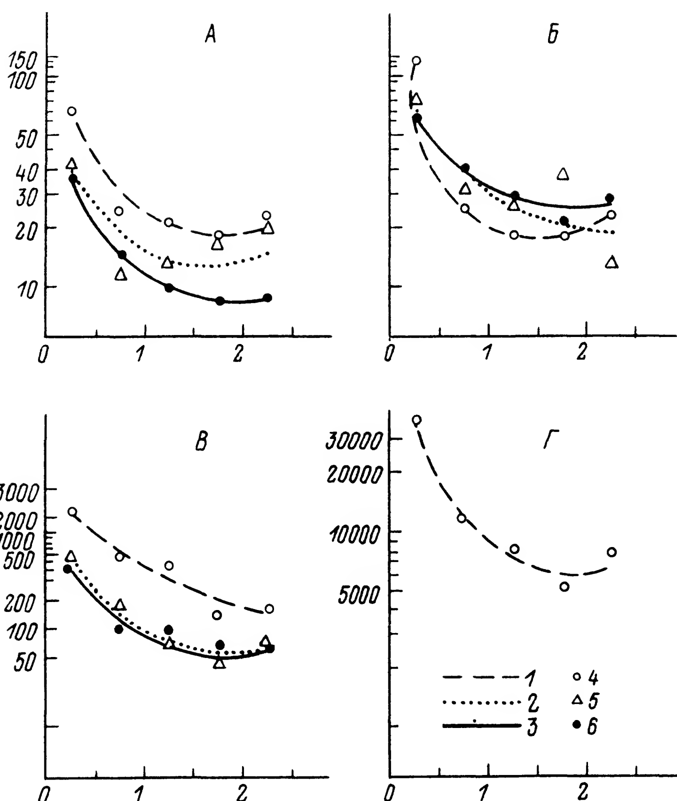
Исследуемые поверхности — пластины обрастания (предметные стекла $1.5\times26\times76$ мм), предварительно обработанные детергентом и концентрированной азотной кислотой (Fletcher, Loeb, 1979), размещали на глубине 1.5 м на гидрофлюгере (Раилкин, 1985) — устройстве, обеспечивающем постоянную ориентацию плоскости пластин относительно направления приливо-отливного течения. Стеклянные пластины экспонировали в горизонтальной и вертикальной плоскостях короткой стороной вдоль течения в П-образных кассетах из винипласта.

Предметные стекла в количестве 2—6 шт. выдерживали в море 2, 4, 9 и 16 сут. Обрастание на пластинах фиксировали 5—10 мин в парах 40%-го формалина, несколько часов выдерживали в красителе Гимза, промывали водой и высушивали на воздухе. Готовые препараты, снабженные на торцах прокладками из ПХВ, помещали в дистиллированную воду для просмотра и количественного учета обрастания. При увеличении ×420 микроскопа Биолам Л-211 с водно-иммерсионным объективом просчитывали количество диатомовых водорослей в каждом из 30 случайно взятых полей зрения на 5 продольных трансектах шириной 5 мм каждая на расстояниях 0—5, 5—10, 10—15, 15-20 и 20—25 мм от передней к течению кромки стекла. Дополнительно (также в 30 полях зрения) учитывали число диатомовых в средней части пластины при увеличении ×105, за исключением краевых зон шириной 5 мм. Полученные данные пересчитывали на 1 см^2. Зависимость плотности диатомового обрастания от расстояния от передней кромки пластины определяли с помощью регрессионного анализа (Лакин, 1973).

Результаты и обсуждение

Обрастание на предметных стеклах было представлено в основном одноклеточными водорослями (*Bacillariophyta, Chlorophyta, Chrysophyta*) и бактериями. К концу срока экспонирования (9 и 16 сут) по биомассе, а иногда и по численности доминировали диатомовые водоросли. Массовыми были виды родов *Navicula, Nitzschia, Achnanthes, Cocconeis*. Личинки беспозвоночных и споры водорослей-макрофитов отсутствовали, фитофаги-простейшие (амебы и инфузории) были единичны.

Диатомовые водоросли развивались на обеих сторонах продольно обтекаемых предметных стекол. На верхней стороне горизонтальных пластин плотность диатомовых была достоверно выше, чем на нижней стороне, а на горизонтальных пластинах больше, чем на вертикальных ($P<0.05$). Так, на 9-е сутки плотность диатомовых водорослей в обрастаниях средней части предметных стекол составляла: на верхней и нижней сторонах горизонтальных пластин соответственно 1117 ± 223 и 544 ± 177, на вертикальных пластинах 148 ± 16 клеток/см^2. Сходные различия зарегистрированы и при других сроках экспонирования (от 2 до 16 сут). Бактерии и одноклеточные водоросли речных эпилитических сообществ также более интенсивно заселяют верхнюю сторону субстрата, чем нижнюю (Lock et al., 1984). Продукция эпилитических пресноводных диатомовых водорослей выше на горизонтальных, чем на вертикальных пластинах (Castenholz, 1961), что, по справедливому мнению этого автора, обусловлено седиментацией и более успешным прикреплением их на горизонтальные пластины. Такое объяснение нуждается в уточнении. На верхней стороне горизонтальных пластин сцепление (адгезия) клеток диатомовых водорослей с субстратом посредством клейких веществ полисахаридной природы (Darley, 1977) усилено действием силы тяжести по сравнению с нижней стороной горизонтальных и боковой поверхностью вертикальных пластин. Влияние на плотность диатомовых водорослей на поверхностях разной ориентации, вероятно, оказывает разная освещенность.



Градиент плотности распределения диатомовых водорослей на продольно обтекаемых поверхностях.

А — 2, *Б* — 4, *В* — 9, *Г* — 16 суток. Стороны горизонтальных пластин: *1*, *4* — верхняя; *2*, *5* — нижняя; *3*, *6* — боковые поверхности вертикальных пластин. *1*—*3* — эмпирические линии регрессии; *4*—*6* — экспериментальные данные. По оси абсцисс — расстояние от передней кромки пластины (*x*), см. По оси ординат — плотность распределения диатомовых

Наблюдения показали, что диатомовые водоросли неравномерно заселяют продольно обтекаемые горизонтальные и вертикальные пластины. Уже на 2-е сутки вполне отчетливо виден градиент плотности диатомового обрастания, который существует в течение 16 сут (см. рисунок) и более. Плотность обрастания максимальна вблизи передней к течению кромки предметного стекла, перпендикулярной потоку воды, на 1-й трансекте шириной 0—5 мм. По мере удаления от переднего края плотность диатомовых водорослей прогрессивно уменьшается, снова несколько увеличиваясь вблизи заднего края пластины.

Как показал регрессионный анализ экпериментальных данных, средняя плотность диатомового обрастания D является линейной функцией обратной величины квадратного корня из расстояния x от передней кромки пластины:

$$D = k_1 + k_2/\sqrt{x}. \qquad (1)$$

Свободный член k_1 и коэффициент k_2 интегрально отражают локальные условия водоема, длительность и особенности экспонирования поверхностей (см. таблицу).

Эмпирически полученная функциональная зависимость D от x хорошо объясняется колонизационной моделью (Раилкин, 1987), описывающей начальные стадии обрастания продольно обтекаемой пластины в терминах гидродинамики. Согласно одному из уравнений модели, плотность обрастания для некоторого вида равна

$$D = k_{\text{adh}}\, c\, (1/3\, y \sqrt{U_\infty^3/\nu x} + \alpha V)\, t, \qquad (2)$$

Зависимость плотности D диатомового обрастания от расстояния x от передней кромки пластины

Ориентация пластин	Сторона пластин	Количество суток	Эмпирическое уравнение регрессии	Коэффициент корреляции
Вертикальная	Правая	2	$D = -7.80+21.29/\sqrt{x}$	—0.987
	+	4	$D = -3.56+38.41/\sqrt{x}$	—0.978
	Левая	9	$D = -188.50+320.71/\sqrt{x}$	—0.961
Горизонтальная	Верхняя	2	$D = -16.55+44.69/\sqrt{x}$	—0.951
		4	$D = -56.45+91.95/\sqrt{x}$	—0.947
		9	$D = -646.89+1140.92/\sqrt{x}$	—0.992
		16	$D = -13201.17+24989.52/\sqrt{x}$	—0.978
	Нижняя	2	$D = 0.99+18.11/\sqrt{x}$	—0.800
		4	$D = -14.50+50.78/\sqrt{x}$	—0.920
		9	$D = -260.97+412.68 / \sqrt{x}$	—0.987

где k_{adh} — коэффициент адгезии диатомовых водорослей к пластине, c — концентрация диатомовых водорослей, y — линейный размер диатомовых водорослей, U_∞ — скорость набегающего потока (течения), ν — кинематическая вязкость воды, α — коэффициент пространственного распределения двигательной активности (седиментации) диатомовых водорослей, V — скорость седиментации диатомовых водорослей, t — время экспонирования пластины в воде.

Идентичность функциональной зависимости D от x в (1) и (2) позволяет предположить, что обнаруженная закономерность справедлива по крайней мере для доминирующих видов, вносящих основной вклад в плотность диатомового обрастания. Живущие на твердом субстрате диатомовые водоросли не проявляют направленных двигательных реакций в текучей воде, т. е. не обладают реотаксисом. Обнаруженная зависимость D от x находит свое объяснение в теории гидродинамики (Шлихтинг, 1974). В пограничном слое продольно обтекаемой пластины скорость течения падает в направлении течения пропорционально $1/\sqrt{x}$. Таким образом, причиной градиентного распределения диатомовых водорослей является градиент скорости течения вдоль пластины, а диатомовые водоросли в первом приближении можно рассматривать как липкие частицы, пассивно переносимые потоком воды.

Ранее (Раилкин и др., 1988) было показано, что на начальных этапах основной вклад в плотность диатомового обрастания вносят иммиграция, адгезия и рост. Для колонизации субстрата каким-либо видом необходимо выполнение следующего условия адгезии:

$$f_{adh} \geq \tau, \qquad (3)$$

где f_{adh} — напряжение адгезии диатомовых водорослей к субстрату, τ — напряжение сдвига. Как известно, диатомовое обрастание тормозится при скоростях течения выше 0.4—0.8 м/с (Ivlev, 1933; Brettum, 1974; Hosoi et al., 1985). В наших опытах скорость течения составляла 0.04 м/с и соответствовала оптимуму развития пресноводного микроперифитона (Ivlev, 1933). Поэтому можно с определенностью утверждать, что адгезия не являлась лимитирующим обрастание фактором. Таким образом, влияние градиента скорости течения на продольно обтекаемых пластинах реализуется в градиент плотности диатомового обрастания через процессы иммиграции и роста.

Диатомовые водоросли переносятся на пластины течением и оседают посредством седиментации. Покажем, что при соблюдении условия адгезии (3) горизонтальный транспорт преобладает над вертикальным. Если раскрыть скобки в (2), то первое слагаемое описывает влияние течения на плотность обрастания, второе — седиментации. Положим для определенности $y = 3 \cdot 10^{-5}$ м, $U_\infty = 4 \cdot 10^{-2}$ м/с, $\nu = 1.5 \cdot 10^{-6}$ м^2/с, $x = \underline{2.6 \cdot 10^{-2}}$ м, $\alpha = 1$, $V = 1 \cdot 10^{-5}$ м/с (цит. по: Bienfang, Harrison, 1984). Тогда $^1/_3 y \sqrt{U_\infty^3/\nu\, x} \geq 4 \cdot 10^{-4}$ м/с $\gg \alpha V = 1 \cdot 10^{-5}$ м/с. Взятые для расчетов

значения переменных соответствуют реальным условиям опытов на гидрофлюгере. Следовательно, согласно модели, иммиграция диатомовых водорослей определяется в основном их горизонтальным переносом током воды. К сходным выводам приводит и анализ эмпирических уравнений регрессии (см. таблицу). Поэтому можно приближенно считать, что $D \sim 1/\sqrt{x}$. Отрицательные значения k_1 имеют чисто математическую природу. Они указывают лишь на то, что D может быть равно нулю при некотором значении x. Теоретически это реализуется за пределами пластины, т. е. не имеет никакого отношения к действительности. Знак минус при k_1 можно было бы попытаться объяснить превышением эмиграции над седиментацией, адгезией и ростом диатомовых водорослей, однако для этого нет фактических оснований.

Модель колонизации описывает только иммиграцию, оседание и адгезию. Остается предположить, что при процессах роста (вегетативного размножения) диатомовых водорослей зависимость D от x аналогична (2), вероятно, поэтому градиент плотности обрастания на продольно обтекаемой пластине сохраняется в течение всего 2-недельного эксперимента и далее и описывается формулой (1). В пользу высказанного предположения отчасти свидетельствует то соображение, что скорость поступления питательных веществ и ростовых факторов к прикрепленным на пластине диатомовым водорослям пропорциональна $1/\sqrt{x}$ и определяется распределением скорости течения в адгезионном слое, т. е. в слое, который занимают диатомовые водоросли при адгезии к поверхности пластины.

В более ранней публикации (Раилкин и др., 1988) было показано, что краевой эффект плотности распределения диатомовых водорослей связан с большей скоростью течения в пограничном слое краевых участков пластины по сравнению с ее средней частью. В настоящем исследовании установлен градиентный характер распределения диатомовых водорослей на продольно обтекаемых предметных стеклах. Есть все основания полагать, что краевой эффект — не самостоятельное экологическое явление. Он обнаруживается на переднем крае продольно обтекаемой пластины как проявление градиента плотности обрастания.

Закономерный градиентный характер распределения обрастания вдоль пластины ставит под сомнение применение традиционных методов оценки плотности диатомовых водорослей (Weitzel, 1979) к этому случаю.

Градиентное распределение диатомовых водорослей может иметь определенные экологические последствия как для них самих, так и для последующих этапов обрастания. В условиях повышенной плотности обрастания на переднем крае пластины преимущество будут иметь, вероятно, более конкурентоспособные виды диатомовых с K-стратегией, в задней части пластины — быстро размножающиеся виды с r-стратегией. Возможно, скорость сукцессии диатомовых водорослей на продольно обтекаемой пластине в ее передней и задней частях не одинакова. Градиент плотности диатомовых водорослей может вызвать неравномерное (градиентное) распределение оседающих на пластину личинок беспозвоночных и спор макрофитов. Модель колонизации (Раилкин, 1987) предсказывает градиентное распределение личинок беспозвоночных животных и спор водорослей макрофитов на продольно обтекаемых пластинах при условии, что горизонтальный транспорт личинок и спор существенно преобладает над вертикальным. Таким образом, градиент скорости течения вдоль обтекаемого подводного предмета (пластины, камня, скалы, корпуса судна и т. п.), вероятно, может до известной степени определить градиентный характер пространственной структуры сообщества обрастания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабков А. И., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л. Гидрологический режим некоторых районов губы Чупа Белого моря в связи с их использованием для марикультуры мидий // Экологические исследования перспективных объектов марикультуры в Белом море. Л.: Изд-во Зоол. ин-та, 1985. С. 4—8. — *Горбенко Ю. А.* Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев:

Наукова думка, 1977. 252 с. — *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 344 с. — *Ньюмен Дж.* Морская гидродинамика. Л.: Судостроение, 1985. 386 с. — *Раилкин А. И.* Устройство для экспонирования пластин обрастания // А. С. СССР. № 1242081. Кл. A01K61/00. Приоритет от 7.01.85. Опубл. БИ. 1985. № 25. — *Раилкин А. И.* Математическое моделирование начальных этапов обрастания // III Всес. конф. по биоповреждениям. Тез. докл. Ч. II. М., 1987. С. 258—259. — *Раилкин А. И., Бесядовский А. Р., Амфилохиев В. Б., Бабков А. И.* Влияние течения на краевой эффект перифитонных диатомовых водорослей // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1988. Вып. 3. № 17. С. 28—36. — *Шлихтинг Г.* Теория пограничного слоя. М.: Наука, 1974. 712 с. — *Antoine S. E., Benson-Evans K.* The effect of current velocity on the rate of growth of benthic algal communities // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1982. Vol. 67. N 4. P. 575—583. — *Bienfang P. K., Harrison P. J.* Sinking-rate response of natural assemblages of temperate and subtropical phytoplankton to nutrient depletion // Mar. Biol. 1984. Vol. 83. N 3. P. 293—300. — *Brettum P.* The relation between the new colonization and drift of periphytic diatoms in a small stream in Oslo, Norway // Norv. J. Bot. 1974. Vol. 21. N 4. P. 277—284. — *Castenholz R. W.* An evaluation of a submerged glass method of estimating production of attached algae // Verhandl. Int. Verein Limnol. 1961. Vol. 14. Pt 1. P. 155—159. — *Darley W. M.* Biochemical composition // The biology of diatoms. Oxford et al.: Blackwell Sci. publ., 1977. P. 198—224. — *Fletcher M., Loeb G. I.* Influence of substratum characteristics on the attachment of a marine pseudomonad to solid surfaces // Appl. Environ. Microbiol. 1979. Vol. 37. N 1. P. 67—72. — *Gessner F.* Die Limnologie des Naturschutzgebietes Seeon // Arch. Hydrobiol. 1953. Bd 47. H. 4. S. 553—624. — *Hosoi Y., Murakami H., Sumiyama M.* Periphyton development in laboratory streams in relation to water flow // Bull. Fac. Eng. Univ. Tokushima, 1985. Vol. 22. P. 1—9. — *Hynes H. B. N.* The ecology of running waters. Liverpool: Univ. Press, 1970. 555 p. — *Ivlev V. S.* Ein Versuch zur experimentellen Erforschung der Ökologie der Wasserbiocönosen // Arch. Hydrobiol. 1933. Bd 25. H. 1. S. 177—191. — *Lock M. A., Wallace R. R., Costerton J. W., Ventullo R. M., Charlton S. E.* River epilithon: toward a structural-functional model // Oikos. 1984. Vol. 42. N 1. P. 10—22. — *Munteanu N., Maly E. J.* The effect of current on the distribution of diatoms settling on submerged glass slides // Hydrobiologia. 1981. Vol. 78. N 3. P. 273—282. — *Patrick R.* Factors affecting the distribution of diatoms // Bot. Rev. 1948. Vol. 14. N 8. P. 473—524. — *Pryfogle P. A., Lowe R. L.* Sampling and interpretation of epilithic lotic diatom communities // Methods and measurements to periphyton communities: a review. ASTM STP-690. Amer. Soc. Testing a. Materials, 1979. P. 77—89. — *Round F. E.* The biology of algae. N. Y.: St. Martin's Press, 1973. 278 p. — *Stevenson R. J.* Effects of current and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration // Ecology. 1983. Vol. 64. N 6. P. 1514—1524. — *Stevenson R. J.* How currents on different sides of substrates in streams affect mechanisms of benthic algal accumulation // Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 1984. Vol. 69. N 2. P. 241—262. — *Tanaka N.* Microdistribution and despersion of marine attached diatom population // Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture. 1985. N 7. P. 83—90. — *Weitzel R. L.* Periphyton measurements and applications // Methods and measurements of periphyton communities: a review. ASTM STP-690. Amer. Soc. Testing a. Materials, 1979. P. 3—33.

Биологический научно-исследовательский институт ЛГУ
Ленинград

Получено 21 V 1990

УДК 581.8 : 581.43 : 582.893

Л. И. Сдобнина, М. Г. Пименов

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ГЕОФИЛЬНЫХ ЗОНТИЧНЫХ

L. I. SDOBNINA, M. G. PIMENOV. ANATOMICAL FEATURES OF UNDERGROUND ORGANS OF SOME GEOPHILOUS *UMBELLIFERAE*

Описано анатомическое строение утолщенных запасающих подземных органов 27 видов *Umbelliferae*. По анатомическому строению можно определить происхождение запасающих органов и, следовательно, выявить гомологичные структуры для использования в систематике семейства.

Не будет преувеличенным сказать, что среди таксономических признаков, реально используемых в настоящее время в систематике зонтичных, структура подземных органов занимает последнее место. Часто в описаниях таксонов вообще отсутствуют какие-либо упоминания о морфологии корневищ и корней. С другой стороны, определенное разнообразие этих структур, в частности наличие в ряде таксонов видов с клубневидными утолщениями тех или иных запасающих подземных органов, известно давно (см., например, Drude, 1898).

Запасающими органами у зонтичных могут быть эпигеогенные и гипогеогенные горизонтальные корневища, в той или иной степени утолщенные, базальная часть стебля, гипокотиль, главный, боковые и придаточные корни. Особенно часто образование утолщенных, запасающих воду и питательные вещества подземных органов встречается у зонтичных в аридных районах. Всегда возникает вопрос, является ли наличие таких утолщений только адаптацией к условиям аридного климата (некоторые клубневые *Umbelliferae* нельзя назвать аридными, но это, скорее, исключение) или оно отражает генетическое сходство видов. Например, действительно ли родственны между собой роды геофильных зонтичных Средней Азии (Пименов и др., 1981), составляют ли клубневые виды рода *Lomatium* Rafin. естественную группу и каково их отношение к клубневым же видам родов *Tauschia* Schlecht. и *Orogenia* S. Wats. в Северной Америке (Schlessman, Constance, 1979)?

Наличие клубневидных утолщений подземных частей иногда характеризуют целые роды (например, *Elaeosticta* Fenzl, *Astomaea* Reichenb., *Krasnovia* M. Pop., *Hyalolaena* Bunge, *Kozlowia* Lipsky). В других случаях утолщения подземных органов свойственны только части видов естественных родов. Так, в роде *Chaerophyllum* L. есть виды как с утолщенными подземными частями (*Ch. bulbosum* L., *Ch. prescottii* DC., *Ch. crinitum* Boiss. и др.), так и с более обычной для зонтичных системой подземных органов, состоящей из короткого неутолщенного корневища и придаточных корней (*Ch. aureum* L. и др.). В роде *Sium* L. есть виды как с веретеновидно утолщенными корнями (*S. tenue* (Kom.) Kom., *S. sisaroideum* DC. и др.), так и с системой тонких придаточных корней на корневище. В роде *Lomatium* описана группа клубненосных видов. Это главным образом эфемероиды аридных гор и высокогорий. В роде *Ferula* L. корневые системы также довольно разнообразны: утолщения могут иметь характер четковидно расположенных тубероидов или запасающую функцию несут достаточно равномерно утолщенный корень и стеблекорень (Маркова, Медведева, 1968).

Наличие утолщенных запасающих органов может иметь определенное таксономическое значение как для диагностики видов, так и для построения естественных систем родов с учетом их адаптивных признаков, в частности приспособлений к перенесению неблагоприятного сезона года. Использование признаков структуры подземных органов для классификации и в меньшей степени для диагностики предполагает, однако, выяснение вопроса о том, гомологичны или только аналогичны сходные структуры у разных видов, т. е. можно ли рассматривать наличие тех или иных утолщений как показатель родства или только как свидетельство недавно появившегося (конвергентно или параллельно) приспособления к жизни в сходных экологических условиях. В этом отношении многое могут прояснить лишь анатомические исследования утолщенных запасающих органов и в первую очередь вопрос о том, какое происхождение — стеблевое, гипокотильное, корневое или смешанное — имеют те или иные утолщения осевого органа.

С этой точки зрения мы исследовали 27 видов зонтичных, выращиваемых в Ботаническом саду МГУ из посадочного материала или семян, собранных в природе или (реже) полученных путем обмена. Анатомическое изучение проводили по общепринятой методике; поперечные и продольные срезы на разных уровнях подземных запасающих органов делали от руки, обрабатывали флороглюцином с концентрированной соляной кислотой (реакция на одревесневшие элементы) и зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-6.

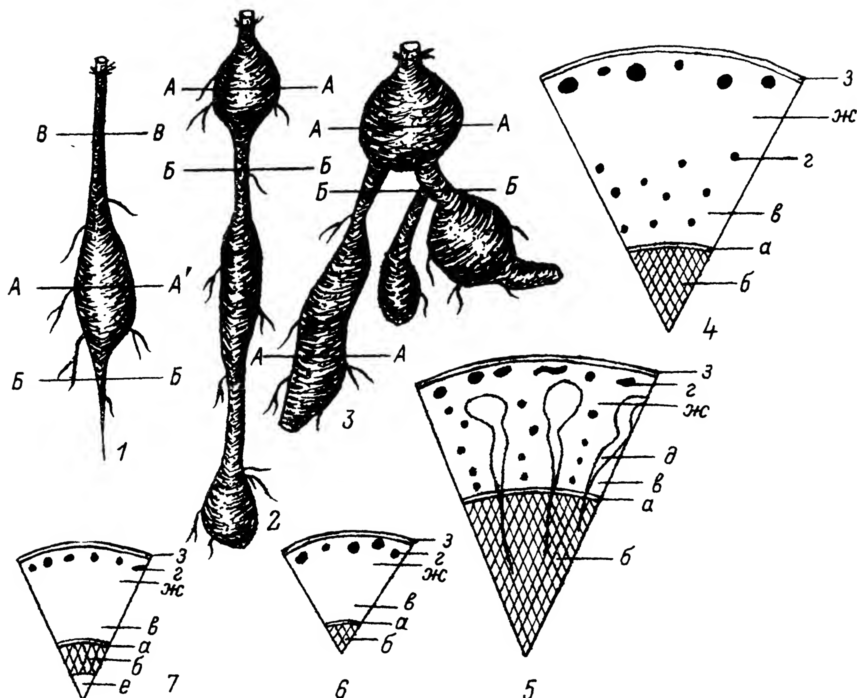


Рис. 1. Подземные органы *Ferula tuberifera.*

1 — у 35-дневного проростка, *2* — у взрослого генеративного 3-летнего растения, *3* — у 6-летнего растения; поперечные срезы по линиям: *4* — *А'А'*, *5* — *АА*, *6* — *ББ*, *7* — *ВВ*. *а* — камбий, *б* — ксилема, *в* — флоэма, *г* — секреторный канал, *д* — сердцевинный луч, *е* — сердцевина, *ж* — паренхима коры, *з* — перидерма.

На основе анатомического строения подземных органов можно выделить различные типы геофитов в зависимости от того, где (в каких органах) у них развивается запасающая ткань.

I. Запасающая ткань обильно развита во вторичной флоэме главного корня и в меньшей степени во флоэме гипокотиля (*Ferula tuberifera* Korov., *F. schtschurowskiana* Regel et Schmalh., *F. karelinii* Bunge, *F. kokanica* Regel et Schmalh., *F. kuhistanica* Korov., *F. leiophylla* Korov., *Prangos ferulacea* (L.) Lindl., *Fuernrohria setifolia* C. Koch) (рис. 1, *1—7*).

Мы изучили анатомическое строение подземных органов этих видов, начиная с проростков и до генеративного состояния, когда особи имеют вполне сформировавшуюся систему подземных органов. Так, у проростков видов рода *Ferula* подземная часть представляет собой веретеновидно утолщенные главный корень и в незначительной степени гипокотиль. От главного корня отходят тонкие боковые корни (рис. 1, *1*). У генеративных особей *F. tuberifera*, *F. schtschurowskiana* и *F. karelinii* (рис. 1, *2*) подземная часть представляет собой не один, а несколько четковидно расположенных тубероидов более или менее округлой или слегка вытянутой формы, причем эти утолщения у *F. tuberifera* (рис. 1, *3*) могут образовываться не только на главном корне, но и на боковых.

Анатомическое строение представляет собой модификацию типичного строения корня двудольных (рис. 1, *4—7*). Наружная пограничная ткань — перидерма состоит из 10—15 рядов слегка опробковевших клеток феллемы сероватого цвета (наружные слои бурого цвета, отслаивающиеся), однослойного едва заметного феллогена и 3—5 слоев паренхимных клеток феллодермы. Клетки феллодермы с мелкозернистым светло-желтым содержимым. Все клетки перидермы расположены строгими радиальными лучами. За перидермой следует мощная кора.

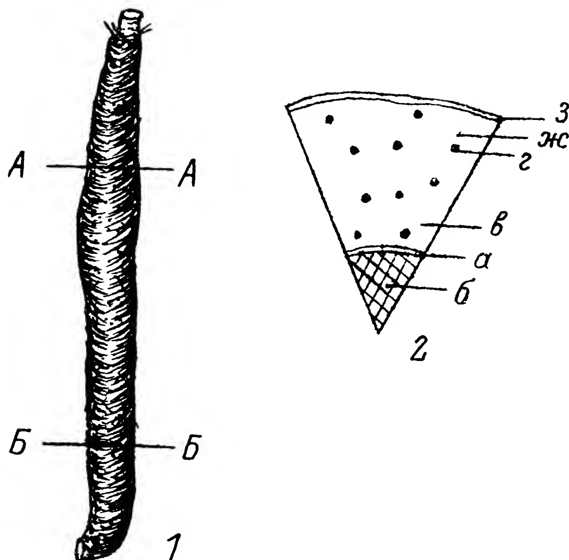


Рис. 2. Подземный орган *Fuernrohria setifolia*.
1 — внешний вид; *2* — поперечный срез (по линиям *АА* или *ББ*).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Периферические клетки коры крупные, паренхимные. Среди них у большинства видов (*F. tuberifera, F. kokanica, F. kuhistanica*) расположены довольно широкие перициклические секреторные каналы схизогенного происхождения (самые ранние по времени образования: у проростков этих видов они закладываются в районе перицикла еще до начала вторичного утолщения органа). У некоторых видов (*F. leiophylla*) такие перициклические каналы под перидермой отсутствуют. Центральная часть коры состоит из более мелких паренхимных клеток, представленных ситовидными трубками с клетками-спутниками и обильно развитой запасающей паренхимой. Механическая ткань во флоэме отсутствует. Именно здесь, во вторичной флоэме, у всех изученных видов зонтичных этой группы локализуются многочисленные мелкие секреторные канальцы, идущие вдоль оси органа и анастомозирующие между собой. Все канальцы имеют 1—3 ряда обкладочных клеток, выделяющих буроватое содержимое. По мере утолщения запасающего органа за счет работы камбия в формирующейся вторичной флоэме образуются новые секреторные канальцы. Камбиальная зона довольно четкая, состоит из 3—5 рядов мелких клеток. Ксилема представлена трахеидами, члениками сосудов и древесной паренхимой. Либриформ отсутствует. На продольном срезе членики сосудов и трахеиды имеют лестничное или лестнично-сетчатое утолщение оболочек, окрашивающихся флороглюцином с концентрированной соляной кислотой в красный цвет. Клетки трахеид с длинными заостренными концами, а членики сосудов имеют крупные перфорации на поперечных стенках, без клювиков. Клетки древесной паренхимы мелкие, с несколько утолщенными оболочками, не одревесневающие.

У взрослых генеративных растений (рис. 1, *5*) запасающая ткань хорошо развита не только во флоэме, но и в ксилеме корня, т. е. камбиальная зона практически делит корень на две равные части — ксилему и флоэму (кору). Флоэма и ксилема пронизаны многочисленными сердцевинными лучами. Большинство лучей проходит через всю толщу вторичных тканей, хотя встречаются и короткие лучи, образовавшиеся позже. Снаружи кора у многих видов несколько деформирована, здесь имеются разрывы тканей, а сердцевинные лучи изгибаются. Это связано с типичной для корней зонтичных, в частности видов *Ferula*, контрактильностью (Маркова, Медведева, 1968; Василевская, Бирюлева, 1973). Во внутренней части коры, прилегающей к камбию, разрывов нет и ткань довольно плотная, мелкоклеточная.

Этот тип утолщения довольно широко распространен. К нему принадлежит, в частности, и морковь, анатомическому строению «корнеплода» которой по понятным причинам посвящена немалая литература (Havis, 1939; Esau, 1940; Haccius, Reh, 1956; Schuphan, Bock, 1960; и др.).

Для анатомической структуры верхней части подземных органов (так называемого стеблекорня) взрослых особей ряда видов родов *Ferula* и *Dorema*

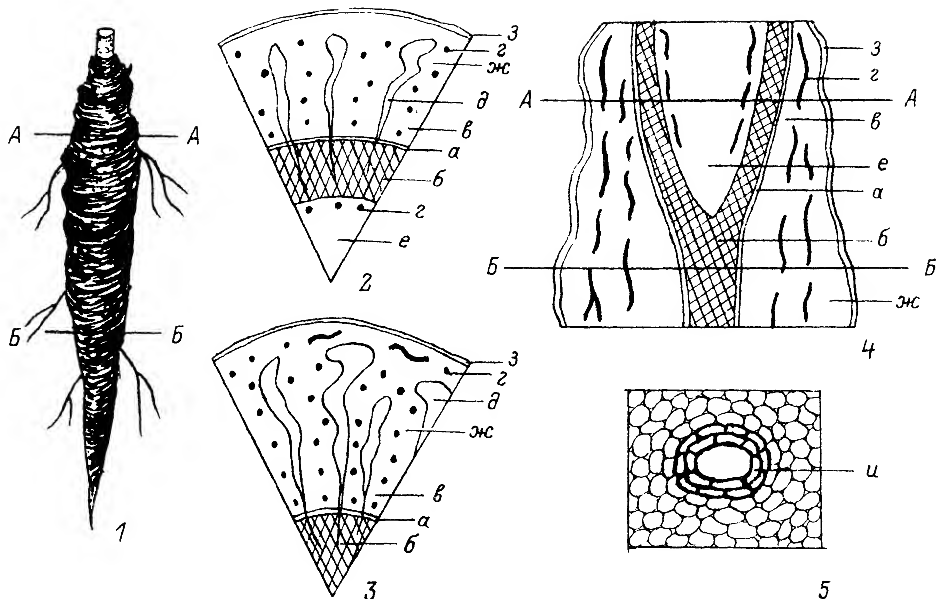


Рис. 3. Подземный орган *Lomatium utriculatum*.

1 — внешний вид; поперечные срезы по линиям: *2 — АА*, *3 — ББ*; *4* — продольный срез; *5* — фрагмент поперечного среза с секреторным канальцем. *и* — обкладочные клетки. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

D. Don (Шикторова, 1961; Мороз, Ладыгина, 1974) характерно наличие многочисленных концентрических амфикрибральных проводящих пучков, что вообще не типично для двудольных. Такой же полистелический тип описан у туброидных корней видов рода *Perideridia* Reichenb. (Chuang, Constance, 1969).

От описанной структуры несколько отличаются корни *Fuernrohria setifolia* (рис. 2, *2*), у которых запасающая ткань во флоэме равномерно развита по всей длине корня.

II. Запасающая ткань развита в основном во флоэме гипокотиля и лишь отчасти во флоэме главного корня (*Lomatium utriculatum* (Nutt.) Coulter et Rose) (рис. 3). Утолщенный, веретеновидной формы гипокотиль и главный корень покрыты перидермой, состоящей из 10—15 рядов клеток феллемы сероватого цвета, со слегка опробковевшими стенками. Затем следует мощно развитая запасающая паренхима коры. Периферические клетки коры более крупные, легко разрушающиеся, поэтому снаружи кора сильно деформирована и имеет многочисленные разрывы тканей. Во внутренней части коры, прилегающей к камбию, ткань довольно плотная, мелкоклеточная. Механические элементы отсутствуют. Кора характеризуется наличием многочисленных секреторных канальцев, идущих вдоль оси органа и образующих анастомозы. Диаметр всех канальцев примерно одинаков. В наружной части коры канальцы разбросаны беспорядочно, что связано с деформацией этой части, но ближе к камбию они располагаются четкими рядами. Все канальцы имеют 2—3 ряда мелких обкладочных клеток с буроватым содержимым (рис. 3, *5*). Камбиальная зона хорошо выражена. Ксилема состоит из трахеид, члеников сосудов и древесной паренхимы. Либриформ отсутствует. В центральной части гипокотиля (рис. 3, *2*) хорошо развита паренхима сердцевины с секреторными канальцами в перимедуллярной зоне. По сердцевинным лучам, пронизывающим всю толщу ксилемы и флоэмы, эти канальцы сообщаются с секреторными канальцами коры.

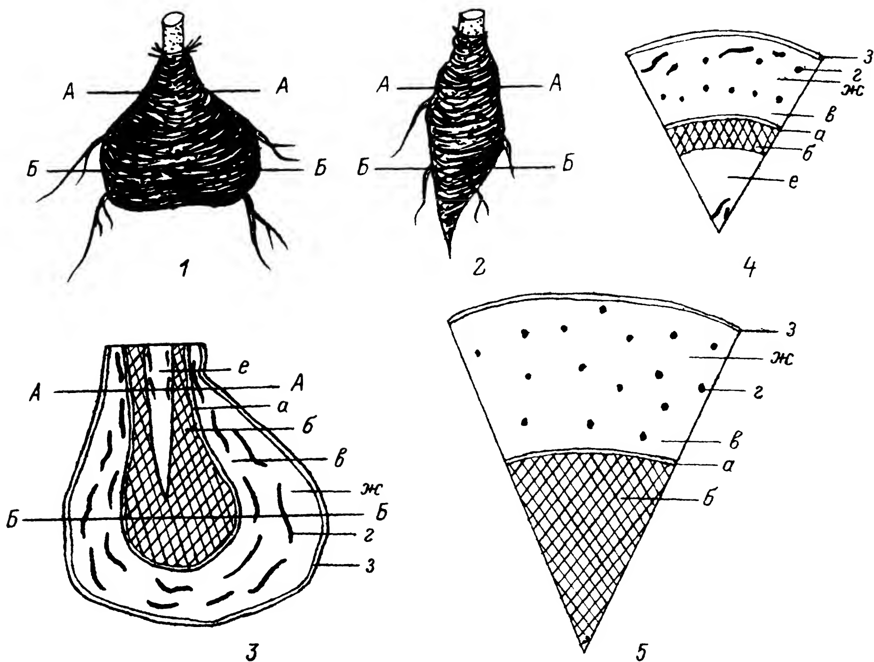


Рис. 4. Подземные органы *Bunium setaceum* (*1*) и *Chaerophyllum bulbosum* (*2*).

1, *2* — внешний вид; *3* — продольный срез; поперечные срезы по линиям: *4* — *АА*, *5* — *ББ*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

III. Запасающая ткань развита как во флоэме, так и в ксилеме гипокотиля и главного корня (*Bunium setaceum* (Schrenk) H. Wolff, *Chaerophyllum bulbosum, Oedibasis apiculata* (Kar. et Kir.) K.-Pol., *Hyalolaena trichophylla* (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov, *Paulita ovczinnikovii* (Korov.) Sojak, *Korshinskya olgae* (Regel et Schmalh.) Lipsky, *Autumnalia botzchantzevii* M. Pimen., *Krasnovia longiloba* (Kar. et Kir.) M. Pop., *Elaeosticta tschimganica* (Korov.) Kljuykov et al., *Smyrnium perfoliatum* L.) (рис. 4 и 5).

Подземная часть у этих видов представлена клубневидно или шаровидно разросшимся гипокотилем и главным корнем с тонкими придаточными и боковыми корнями. Снаружи клубень покрыт перидермой. Камбиальная зона делит клубень почти на равные части: наружную — флоэмную (коровую) и центральную —

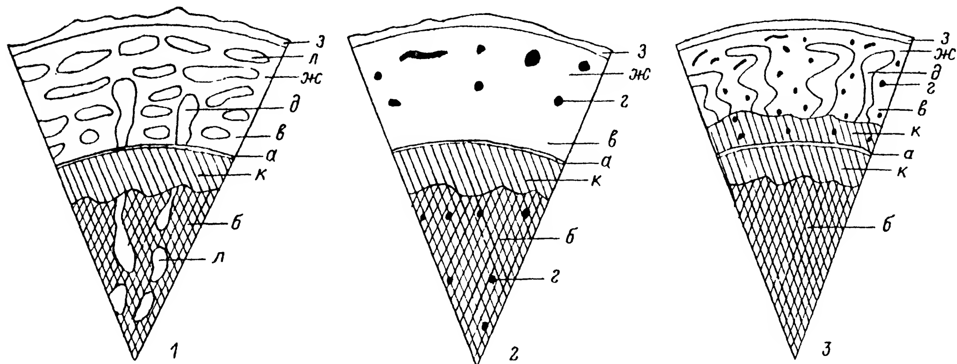


Рис. 5. Поперечные срезы подземных органов *Korshinskya olgae* (*1*), *Paulita ovczinnikovii* (*2*) и *Oedibasis apiculata* (*3*).

к — склеренхима, *л* — воздушные полости. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

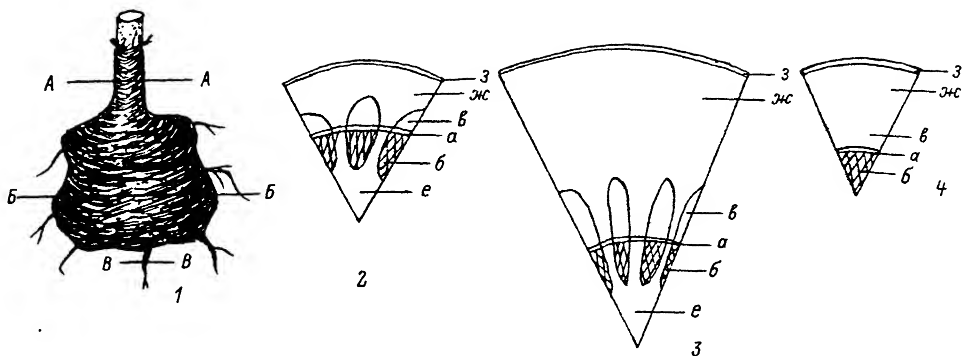


Рис. 6. Подземные органы *Astomaea galiocarpa*.

1 — внешний вид; поперечные срезы по линиям: *2* — *АА*, *3* — *ББ*, *4* — *ВВ*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ксилемную. В обеих частях мощно развита запасающая паренхима. В коровой паренхиме находятся многочисленные секреторные канальцы. В паренхиме ксилемы и сердцевины у большинства изученных видов, за исключением *Paulita ovczinnikovii* (рис. 5, *2*) и *Chaerophyllum bulbosum*, канальцев нет. *Oedibasis apiculata* (рис. 5, *3*) и *Hyalolaena trichophylla* отличаются мощной склерификацией как в ксилеме, так частично и во флоэме, окрашивающихся флороглюцином с концентрированной соляной кислотой в красный цвет.

Очень своеобразное анатомическое строение клубневидного подземного образования *Korshinskya olgae* (рис. 5, *1*). Снаружи оно покрыто перидермой, состоящей из 8—12 слоев клеток феллемы. В коре обильно развиты крупные воздушные полости округлой или слегка сплюснутой формы. Они начинают образовываться во вторичной флоэме возле камбия, но не имеют обкладочных клеток, как у секреторных канальцев. Частично разрушается также и паренхима сердцевинных лучей с образованием крупных полостей и деформированием тканей коры. Такие же полости образуются и в центральной части клубня. Небольшой тяж склеренхимы развивается по периферии ксилемы возле камбия.

Для многих видов зонтичных — геофитов характерно наличие корневищ эпигеогенного происхождения. Они образуются в результате работы контрактильных корней, втягивающих в почву нижнюю часть стебля, в которой и откладываются запасные вещества.

IV. Запасающая ткань развита во флоэме гипокотиля и в эпигеогенном, вертикальном, моноподиально нарастающем корневище (*Astomaea galiocarpa* (Korov.) M. Pimen et Kljuykov) (рис. 6). Внешне подземная часть этого растения вполне напоминает клубневидные образования, описанные выше, однако анатомический анализ позволяет дать иную трактовку его природы.

Снаружи корневище (рис. 6, *2*), как и клубень, покрыто перидермой, за которой следует паренхима коры. Секреторные канальцы здесь отсутствуют. Проводящие ткани (флоэма и ксилема) представлены в виде крупных коллатеральных пучков. В центре находится крупноклеточная паренхима сердцевины.

Отличительной особенностью утолщенной части корневища (рис. 6, *3*) является мощно развитая паренхима коры, в которой также отсутствуют секреторные канальцы. Нет секреторной системы и в корнях (рис. 6, *4*).

V. Запасающая ткань развита в коротком, симподиально нарастающем эпигеогенном корневище, а также в придаточных корнях (*Sium sisarum* L.) (рис. 7).

Анатомическое строение корневища (рис. 7, *3, 4*) сходно с описанным в предыдущем разделе. Отличие лишь в том, что в паренхиме коры хорошо

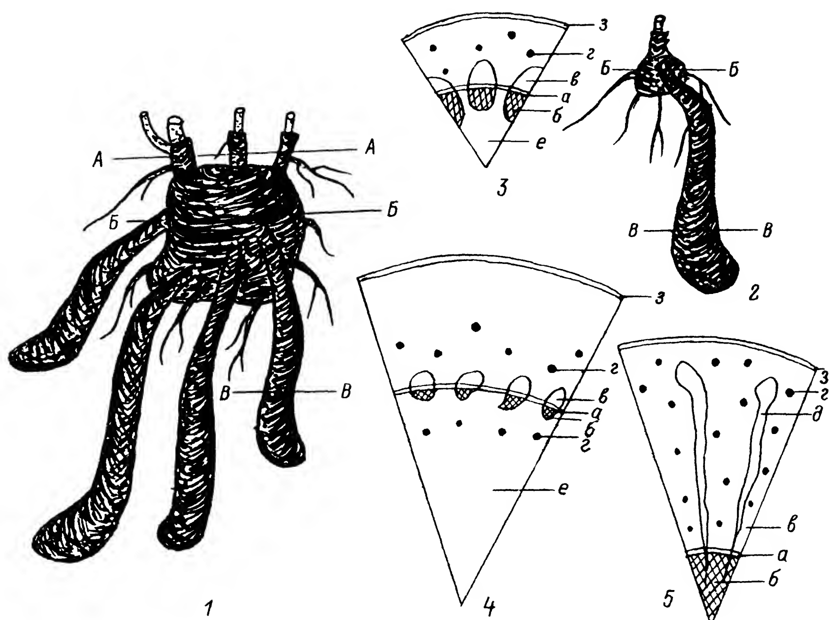


Рис. 7. Подземные органы *Sium sisarum*.

1, *2* — внешний вид; поперечные срезы по линиям: *3* — *АА*, *4* — *ББ*, *5* — *ВВ*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

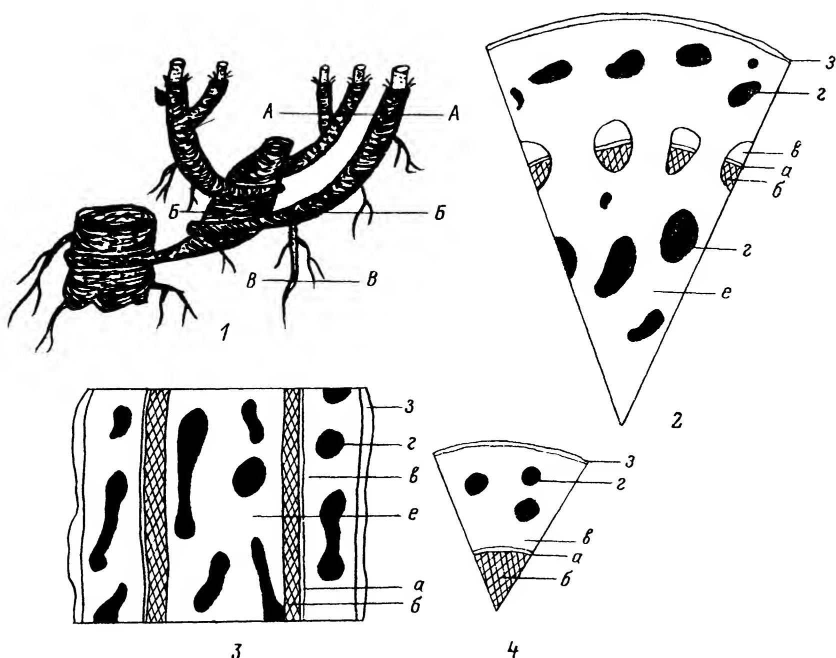


Рис. 8. Подземные органы *Cnidiocarpa alaica*.

1 — внешний вид; поперечные срезы по линиям: *2* — *АА* и *ББ*, *4* — *ВВ*; *3* — продольный срез. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

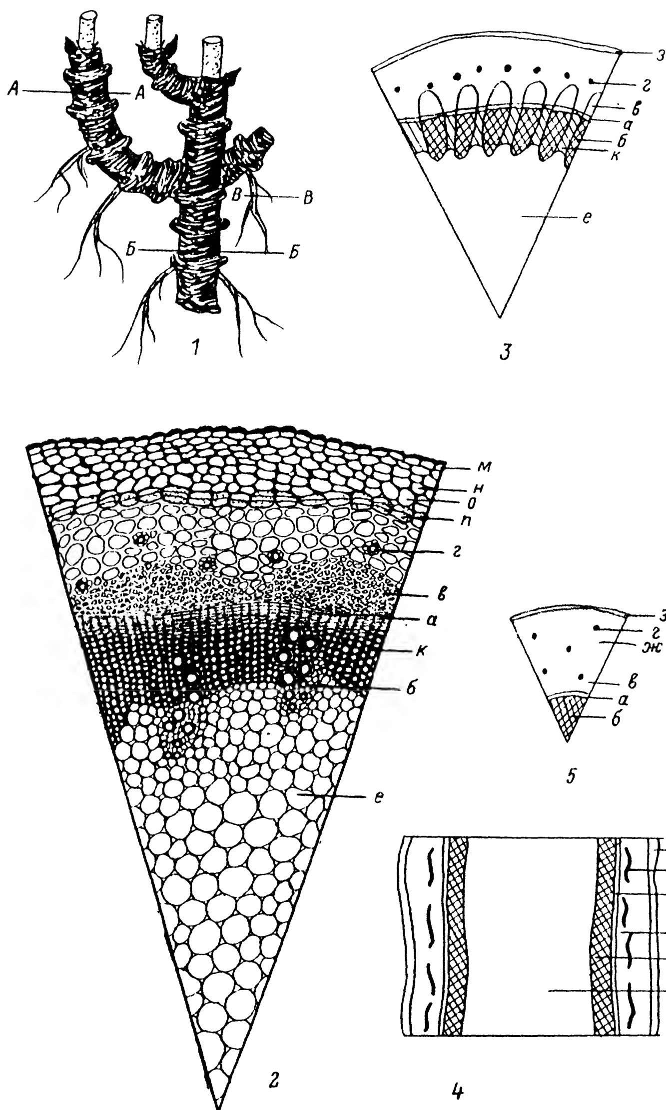


Рис. 9. Подземные органы *Tamamschjania lazica*.

1 — внешний вид; поперечные срезы по линиям: *2* — *АА* (фрагмент), *3* — *ББ*, *5* — *ВВ*; *4* — продольный срез. *м* — кутикула, *н* — колленхима, *о* — эндодерма, *п* — феллоген. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5.

развиты секреторные канальцы. Имеются они и в сердцевине более старого клубневидного корневища (рис. 7, *4*). Придаточные корни двух типов — одни тонкие, нитевидные, другие толстые, запасающие, которые образуются в конце вегетации и отмирают весной следующего года, израсходовав свой запас питательных веществ на развитие почек возобновления. В запасающих корнях (рис. 7, *5*) мощно развита паренхима коры, которую пронизывают многочисленные секреторные канальцы.

VI. Запасающая ткань развита в коротком, толстом, сильно разветвленном, симподиально нарастающем эпигео-

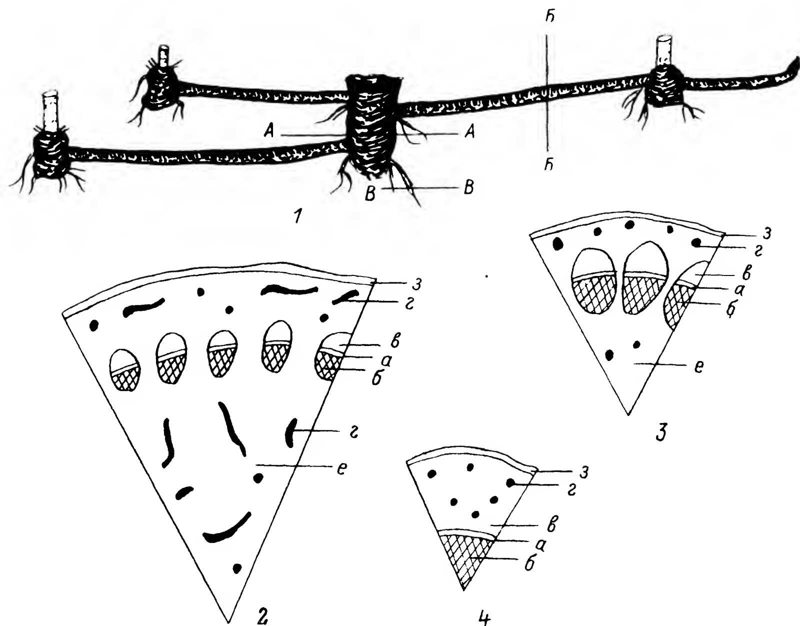


Рис. 10. Подземные органы *Seseli peucedanoides*.
1 — внешний вид; поперечные срезы по линиям: *2* — *АА*, *3* — *ББ*, *4* — *ВВ*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

генном корневище (*Cnidiocarpa alaica* M. Pimen., *Seseli condensatum* (L.) Reichenb. (Сдобнина, Пименов, 1973), *S. alpinum* Bieb., *Tamamschjania lazica* (Boiss.) M. Pimen. et Kljuykov) (рис. 8).

У *Cnidiocarpa alaica* корневище снаружи покрыто перидермой (7—10 слоев клеток). В паренхиме коры расположены очень крупные секреторные вместилища (рис. 8, *2, 3*). Они имеют шарообразную или слегка вытянутую форму как на поперечных, так и на продольных срезах. Некоторые вместилища анастомозируют между собой с помощью узких каналов. Выстилающий слой этих вместилищ состоит из 2—3 рядов клеток с желтоватым содержимым. Проводящие пучки небольшие, коллатеральные. В ксилеме и флоэме отсутствует механическая ткань. Большую часть корневища занимает крупноклеточная паренхима сердцевины (рис. 8, *2, 3*), где также, особенно по ее периферии, находятся крупные секреторные вместилища. Некоторые из них с помощью узких каналов, проходящих по сердцевинным лучам, анастомозируют с секреторными вместилищами коры.

Имеет свои особенности и корневище *Tamamschjania lazica* (рис. 9). Покровной тканью молодых корневищ (рис. 9, *2*) является эпидерма с толстой кутикулой. За ней следуют 4—5 рядов уголковой колленхимы и паренхимы, составляющих первичную кору. Четко выражен слой эндодермы — крахмалоносного влагалища, представленного крупными клетками с крахмальными зернами. У более старых корневищ, расположенных глубже в почве, хорошо прослеживается формирование перидермы: слой феллогена закладывается в клетках эндодермы и близлежащих к ним клетках и образует затем клетки феллемы (наружу) и феллодермы. У еще более старых корневищ эпидерма и первичная кора слущиваются. Проводящие пучки объединены мощным тяжем склеренхимы в единое кольцо. Над пучками в коре находятся небольшие секреторные канальцы. Большую часть корневища занимает крупноклеточная паренхима сердцевины. Секреторных каналов в ней нет.

VII. Запасающая ткань слабо развита в длинных, неразветвленных, моноподиально нарастающих гипогеогенных корневищах и хорошо развита в формирующихся в некоторых узлах коротких эпигеогенных корневищах (*Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Cervaria aegopodioides* (Vandas) M. Pimen.) (рис. 10).

Анатомическое строение и тех, и других видов корневищ сходно со строением корневищ предыдущей группы. Особенностями их являются наличие многочисленных секреторных канальцев как в коре, так и в сердцевине, а также отсутствие механических тканей.

Заключение

Структура подземных органов зонтичных разнообразна; у многих таксонов подземная часть утолщена и служит для сохранения питательных веществ и воды в течение неблагоприятных сезонов года. Утолщения подземных органов приурочены к определенным таксонам, однако явно связаны с экологией видов. Так, клубневидные утолщения чаще всего встречаются в аридных условиях (см. Коровин, Тиверовская, 1947).

Анатомическое изучение утолщенных запасающих структур подземных органов зонтичных помогает выявить степень их гомологии или аналогии. Это в свою очередь позволяет различать тубероиды корневого, стеблевого, гипокотильного и смешанного происхождения. В некоторых случаях эти особенности могут быть использованы в систематике зонтичных. Например, структура утолщенной подземной части *Ferula karelinii* сходна с таковой некоторых других ферул и не дает оснований для определения этого вида как представителя особого монотипного рода *Schumannia* O. Kuntze. При сравнении видов родов *Elaeosticta* и *Astomaea* очевидно отличие *Astomaea*, клубень которого имеет гипокотильное происхождение. Данные по анатомическому строению утолщенных подземных органов и их морфологии уже сейчас используются или могут быть использованы в систематике родов *Chaerophyllum*, *Ferula*, *Seseli*, *Peucedanum* s. ampl., *Sium* и некоторых других. В дальнейшем этим признакам следует уделять большее внимание в ревизиях родов и иных таксонов *Umbelliferae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К., Бирюлева Э. Г. Морфологическое и анатомическое строение контрактильных корней некоторых растений сем. зонтичных // Проблемы биогеоценологии, геоботаники, ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 57—63. — *Коровин Е. П., Тиверовская Л.* Этюды по морфогенезу клубней в сем. зонтичных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1947. Т. 52. Вып. 1. С. 55—67. — *Мороз М. Д., Ладыгина Е. Я.* Анатомическое строение корней и плодов ферулы (*Ferula conocaula*) и локализация в них кумаринов // Фармация. 1974. № 3. С. 27—33. — *Маркова Л. П., Медведева Л. И.* Материалы к изучению подземных органов некоторых видов ферул из подрода *Peucedanoides* (Boiss.) Korov. // Тр. БИН АН СССР. Сер. 5. 1968. Вып. 15. С. 149—173. — *Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н.* Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 328—340. — *Сдобнина Л. И., Пименов М. Г.* Строение подземных органов *Libanotis condensata* (L.) Crantz, локализация и накопление в них кумаринов // Фармация. 1973. № 2. С. 31—36. — *Шикторова Е. В.* Фармакогностическое изучение некоторых туркменских ферул // Тр. Лен. хим.-фарм. ин-та. 1961. Т. 12. Вып. 1. С. 111—118. — *Chuang Tsan-iang, Constance L.* A systematic study of *Perideridia* (*Umbelliferae* — *Apioideae*) // Univ. Calif. Publ. Bot. 1969. Vol. 55. P. 1—74. — *Drude O.* *Umbelliferae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlischen Pflanzenfamilien. III (8). Leipzig, 1898. S. 63—250. — *Esau K.* Developmental anatomy of the fleshy storage organ of *Daucus carota* // Hilgardia. 1940. Vol. 13. P. 175—306. — *Haccius B., Reh K.* Morphologische und anatomische Untersuchungen an Umbelliferaen-Keimpflanzen //

Beitr. Biol. Pflanzen. 1956. Bd 32. H. 2. S. 185—218. — *Havis A. L.* Anatomy of the hypocotyl and roots of *Daucus carota* // J. Agr. Res. 1939. Vol. 58. N 8. P. 558—564. — *Schlessman M. A., Constance L.* Two new species of tuberous *Lomatiums* (*Umbelliferae*) // Madroño. 1979. Vol. 26. N 1. P. 37—43. — *Schuphan W., Bock K.* Histologische-chemische Untersuchungen in Speicherwurzeln der Möhre (*Daucus carota* L.) // Qual. Pl. Mater. Veget. 1960. Bd 7. H. 2. S. 213—228.

Пензенский
государственный педагогический институт
им. В. Г. Белинского
Ботанический сад МГУ им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 11 VI 1990

УДК 576.312.3 : 582.998

С. И. Цитленок, С. В. Пулькина

ХРОМОСОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ *CREPIS SIBIRICA* (*ASTERACEAE*)

S. I. TSITLYONOK, S. V. PULKINA. CHROMOSOMAL POLYMORPHISM OF *CREPIS SIBIRICA* (*ASTERACEAE*)

Проведено цитогенетическое исследование широко распространенного на территории СССР вида *Crepis sibirica*. Показано, что в неблагоприятных условиях произрастания у данного вида наблюдается хромосомный полиморфизм, обусловленный системой B-хромосом и анеуплоидией.

У многих видов растений и животных наблюдается кариологический полиморфизм, исследование которого имеет определенное значение для решения таких важных вопросов, как адаптация организмов к окружающей среде и видообразование. Особый интерес в этом плане представляет изучение полиморфизма системы добавочных, или B-хромосом, и анеуплоидии, роль которых окончательно не выяснена. Исследован широко распространенный вид *Crepis sibirica* L., у которого описано наличие B-хромосом (Swezy, 1935) и анеуплоидии (Цитленок, Недоспасова, 1982).

Материал и методика

Материалом для исследований послужили молодые корни взрослых растений, а также корни проросших семян из 21 ценопопуляции равнинной части Западной Сибири, гор Алтая и Урала. Томская обл.: окр. г. Томска (березовый разнотравный лес); Томский р-н: окр. с. Межениновка (разреженный березовый разнотравный лес), окр. с. Копылово (разреженный березовый разнотравно-злаковый лес), окр. с. Заварзино (березово-осиновый крупнотравный лес), окр. с. Аникино (сосново-березово-осиновый разнотравный лес), разъезд Каштак (разреженный березовый разнотравно-злаковый лес), разъезд 41 км (пихтово-осиновый разнотравный лес); Кожевниковский р-н: окр. с. Уртам (разреженный березовый крупнотравный лес); Кривошеинский р-н: окр. с. Кривошеино (березово-осиново-пихтовый разнотравный лес). Кемеровская обл.: окр. г. Тайга (елово-березово-осиновый разнотравный лес); Новокузнецкий р-н: окр. с. Калачово (березовый разнотравно-злаковый лес). Новосибирская обл.: г. Новосибирск, Академгородок (березово-сосновый крупнотравный лес). Горно-Алтайская АО: Семинский хр., гора Сарлык (щучково-рапонтиковый субальпийский луг, 1700 м над ур. м., субальпийский пояс; кедрово-лиственничное редколесье, 1000 м над ур. м., лесной пояс). Восточно-Казахстанская обл.: Лениногорский р-н, Ивановский хр., гора Проездной белок (крупнокаменистая россыпь, 1000 м над ур. м., граница лесного и субальпийского поясов; субальпийский луг, 1000 м над ур. м., суб-

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом *Crepis sibirica* в разных местообитаниях

Местообитание	2n
Горные ценопопуляции	
Субальпийский луг (2)	10
Крупнокаменистая россыпь	10
Кедрово-лиственничное редколесье	10
Осинник с высоким травостоем	10
Разреженный березовый разнотравный лес	10
Лесная поляна в черневой тайге	10
Высокотравный лесной луг на опушке смешанного леса	10
Равнинные ценопопуляции	
I группа	
Березовый разнотравный лес (2)	10
Разреженный березовый разнотравный лес	10
II группа	
Разреженный березовый разнотравно-злаковый лес (3)	10; 10, 10+1B; 10, 10+1—3B; 10+1B; 10+1—2B; 10+2B
Разреженный березовый крупнотравный лес	10; 10,10+1B; 10+1B; 10+1—2B
Березово-осиновый крупнотравный лес	10; 10, 10+1B; 10, 10+1A; 10+1B; 10+2B
Сосново-березово-осиновый разнотравный лес	10; 10, 10+1B; 10, 10+1—2B; 10,10+1A; 10,10+1A+1B;10, 10+1—4B; 10+1B; 10+2B; 10+1—2B
III группа	
Березово-сосновый крупнотравный лес	10; 10, 10+1B; 10, 10+1—2B; 10, 10+2B; 10, 10+1—4B; 10+1B; 10+2B; 10+3B
Пихтово-осиновый разнотравный лес	10;10,10+1B; 10, 10+1—2B; 10, 10+2B; 10, 10±A; 10, 10+A+B; 10+1B; 10+2B; 10+1A
Елово-пихтово-березово-осиновый разнотравный лес	10; 10, 10+1B; 10, 10+1—2B; 10, 10+A; 10, 10+A+B; 10+1B; 10+1—2B
Березово-осиново-пихтовый разнотравный лес	10; 10, 10+1B; 10, 10+A+B; 10+1B; 10+1A

Примечание. В скобках указано число ценопопуляций.

альпийский пояс); Зыряновский р-н, хр. Холзун, верховье р. Хамир (лесная поляна в черневой тайге, 800 м над ур. м., лесной пояс). Челябинская обл.: Ильменский заповедник, окр. оз. Миассово (высокотравный лесной луг на опушке смешанного леса, 300 м над ур. м.); хр. Аваляк, гора Сукташ (осинник с высоким травостоем, 1076 м над ур. м., лесной пояс), гора Шиханы (разреженный березовый лес, 960 м над ур. м., лесной пояс). Свердловская обл.: окр. г. Нижний Тагил (березовый разнотравный лес).

Все изученные ценопопуляции панмиктические, пространственно удаленные друг от друга. В каждой ценопопуляции проанализированы корни 25—30 растений и их потомство.

Корни предварительно обрабатывали 0.1%-м раствором колхицина в течение 2 ч, а затем фиксировали спирт-уксусной смесью (3 : 1). Временные давленые препараты окрашивали гематоксилином по Ю. А. Смирнову (1968). Классификацию хромосом осуществляли по Н. Д. Агаповой и В. Г. Грифу (1982). Для характеристики жизненного состояния ценопопуляции изучали

флористический состав фитоценоза с учетом обилия каждого вида, возрастной спектр ценопопуляции, ее плотность, мощность и семенную продуктивность взрослых генеративных особей (Работнов, 1983; Заугольнова и др., 1988).

Гербарные образцы растений хранятся на кафедре цитологии и генетики Томского государственного университета.

Результаты и их обсуждение

По данным монографа рода *Crepis* L., Центральная Азия (Западный Алтай и Тянь-Шань) является центром происхождения вида *C. sibirica*, который в дальнейшем мигрировал на Урал и в Карпаты (Babcock, 1947).

В горах *C. sibirica* произрастает небольшими популяциями в наиболее благоприятных для вида местообитаниях — в лесах верхнего лесного пояса и на субальпийских лугах высокогорного пояса (Флора СССР, 1964). Во всех изученных нами ценопопуляциях Алтая и Уральских гор (табл. 1), а также в ценопопуляциях горных районов, изученных Р. Е. Крогулевичем (1978), Т. С. Ростовцевой (1979), А. П. Соколовской (1982), А. А. Красниковым (1985), А. Н. Лавренко и Н. П. Сердитовым (1987), отклонений в структуре кариотипа *C. sibirica* не выявлено, у растений отмечается только типичное число хромосом $2n = 10$.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика ценопопуляций *Crepis sibirica*

Признаки	Группа ценопопуляций		
	I	II	III
	Биоморфологические		
Высота растений, см	119.9—129.9 / 124.9	96.5—137.5 / 123.9	117.7—132.3 / 123.7
Число побегов	1.5—1.7 / 1.6	1.5—1.8 / 2.2	1.1—1.6 / 1.3
» соцветий	6.4—7.4 / 6.9	4.9—8.4 / 6.6	3.1—9.7 / 6.6
» листьев	9.0—10.4 / 9.7	7.5—9.9 / 8.9	7.9—10.4 / 9.3
Размер 3-го листа:			
длина, см	25.6—29.5 / 27.6	24.3—32.7 / 18.8	23.1—32.0 / 28.3
ширина, см	10.2—11.2 / 10.7	8.1—10.9 / 9.7	10.0—12.1 / 11.1
Фертильность пыльцы, %	90.9	90.3	82.7
Семенная продуктивность, %:			
потенциальная	688.1	560.9	505.9
реальная	370.5	402.0	274.1
Доля проросших семян, %	39.9	32.3	20.9
Соотношение возрастных групп, %:			
p+j+im+v	45.6	50.6	64.0
$g_1+g_2+g_3$	49.4	44.1	29.5
ss+s	6.0	5.3	6.5

Примечание. В числителе — размах варьирования признака, в знаменателе — среднее значение признака. Возрастные группы: p — проростки, j — ювенильные растения, im — имматурные растения, v — виргинильные растения, g_1, g_2, g_3 — генеративные растения, ss — субсенильные растения, s — сенильные растения.

На равнине данный вид произрастает в более разнообразных условиях, что обусловливает различия в цитогенетической структуре изучаемых нами ценопопуляций *C. sibirica*. В благоприятных местообитаниях, характеризующихся вы-

сокими показателями жизненности и полночленным возрастным спектром с преобладанием генеративных особей (I группа ценопопуляций), все взрослые генеративные растения имеют нормальный набор хромосом (табл. 1, 2), но выявлены проростки с В-хромосомами и мозаичностью [наряду с типичным кариотипом встречаются клетки с В-хромосомами одновременно (табл. 3)].

ТАБЛИЦА 3

Хромосомный полиморфизм в равнинных ценопопуляциях *Crepis sibirica*

2n	Встречаемость растений, % для группы ценопопуляций					
	I		II		III	
	g	p	g	p	g	p
10	100.0	83.0—94.2	76.4—92.0	65.2—98.0	64.0—75.0	57.8—89.0
10+1—3B	0.0	2.6—8.5	3.5—8.7	1.0—15.1	5.1—17.6	1.4—30.9
10+1A	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0—1.5	0.0—2.2
10, 10+1—4B	0.0	1.0—8.5	0.0—4.5	1.0—23.2	0.0—6.3	4.4—6.3
10, 10±1A	0.0	0.0	0.0	0.0—6.7	0.0—5.7	0.0—7.9
10, 10+A+B	0.0	0.0—2.0	0.0—2.4	0.0—3.3	0.0—3.0	1.7—4.0
Тип В-хромосом	—	SM, M, P	SM	SM, M, P, SM^s	SM, M	SM, M, P, SM^s, SA

Примечание. g — генеративные растения, p — проростки; типы В-хромосом: SM — субметацентрические, M — метацентрические, SM^S — субметацентрические со спутником, P — точечные, SA — субакроцентрические.

Во II группе равнинных ценопопуляций, также произрастающих в благоприятных местообитаниях, большинство взрослых генеративных растений имеют 2n = 10, но отмечаются растения с В-хромосомами (2n = 10 + 1—2B) и с мозаицизмом (2n = 10, 10 + 1—4B; 10, 10 + A + B). Количество проростков с В-хромосомами и мозаицизмом в этой группе ценопопуляций увеличивается, причем отмечается еще один тип мозаицизма (2n = 10, 10 + 1A).

В менее благоприятных условиях для *C. sibirica* (III группа равнинных ценопопуляций), характеризующихся пониженной жизненностью и присутствием всех возрастных групп с повышенным содержанием числа вегетативных особей, а также на границе распространения вида (ценопопуляция березово-осиново-пихтового разнотравного леса), где наряду с пониженной жизненностью отмечается неполный возрастной спектр (отсутствуют проростки, ювенильные и имматурные растения), уменьшается число растений с типичным числом хромосом, но увеличивается процент растений с В-хромосомами, появляются анеуплоиды (2n = 10 + A) и встречается наибольшее число растений с мозаицизмами (2n = 10, 10 + 1—4B; 10, 10±1A; 10, 10 + A + B) по сравнению с ценопопуляциями из благоприятных мест обитания (табл. 3). Число проростков с нестабильным числом хромосом в этих ценопопуляциях достигает максимума. В этой же группе ценопопуляций отмечается более высокий уровень варьирования числа и типов В- и А-хромосом в пределах организма и даже в пределах одной ткани. Именно у растений этих ценопопуляций обнаружены В-хромосомы со спутником, выявленные у небольшого числа видов (Battaglia, 1964; Назарова, 1969; Jones, 1975).

Анеуплоидия у *C. sibirica* наблюдается за счет любой А-хромосомы набора (Цитленок, Недоспасова, 1982). У проростков часто отмечается трисомия по I и V парам хромосом (2n = 10 + 1A), но взрослые растения в основном являются мозаичными (2n = 10, 10 + 1A), хотя в 3 популяциях III группы выявлены генеративные растения — трисомики, у которых во всех исследованных клетках обнаружена трисомия по I паре хромосом (2n = 10 + $1A_1$). Взрослых растений с

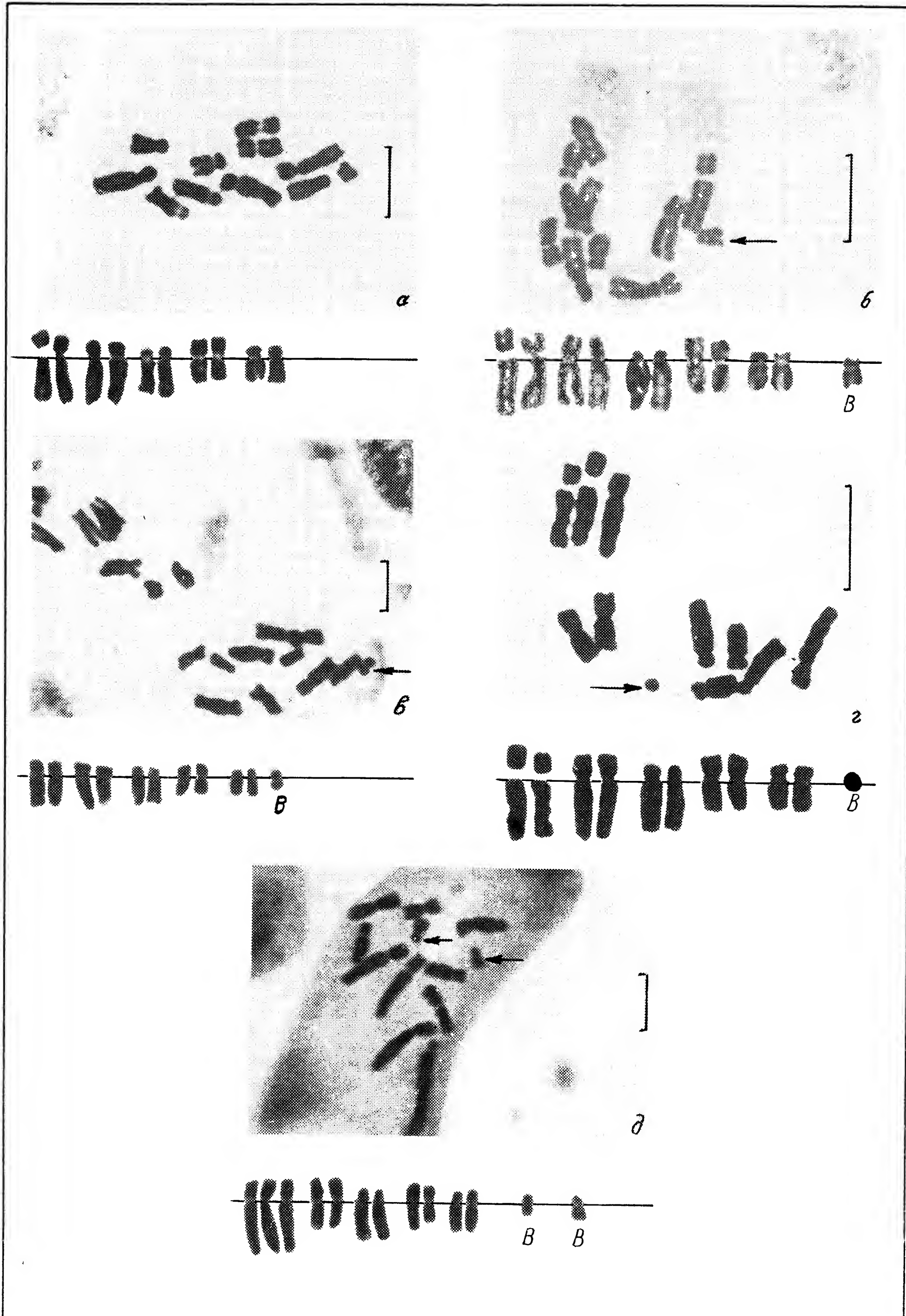


Рис. 1. Изменение кариотипа *Crepis sibirica.*

а — 2n = 10, *б* — 2n = 10 + 1B (SM), *в* — 2n = 10 + 1B (M), *г* — 2n = 10 + 1B (P), *д* — 2n = 10 + 1A1 + 2B (M + SM). Стрелкс указаны B-хромосомы. Масштабная линейка — 10 мкм.

иным вариантом анеуплоидии не обнаружено. Видимо, они элиминируют на ранних стадиях развития.

Число В-хромосом у *C. sibirica* в изученных нами ценопопуляциях может достигать 4. Отмечено 5 типов В-хромосом (рис. 1, 2): SM — субметацентрические, относящиеся к стандартному типу [т. е. встречающиеся во всех популяциях (Bosemark, 1954)], M — метацентрические, SM^s — субметацентрические со спутником, P — точечные [с неясным положением центромеры (Fröst, 1956; Battaglia, 1964; Цитленок, Вайшля, 1988; Борисов, 1990)], SA — субакроцентрические (типы хромосом перечисляются в зависимости от частоты встречаемости). Первые 3 типа В-хромосом свойственны и другим видам рода *Crepis* (Назарова, 1969). Наличие одинаковых типов В-хромосом в географически отдаленных популяциях одного вида позволяет присоединиться к существующему мнению (Müntzing, Nugren, 1955; Fröst, 1962; Назарова, 1970) об едином пути их происхождения.

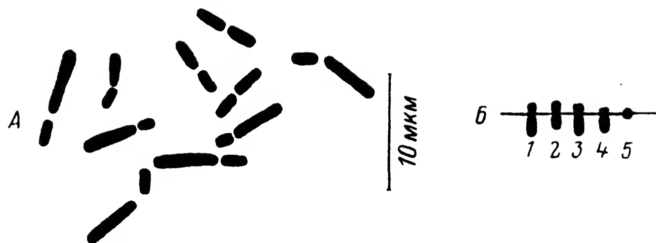


Рис. 2. Хромосомный полиморфизм *Crepis sibirica*

А — метафазная пластинка; *Б* — типы добавочных хромосом: *1* — субметацентрическая (стандартная), *2* — метацентрическая, *3* — субметацентрическая со спутником, *4* — субакроцентрическая, *5* — точечная.

У проростков наблюдается наибольшее разнообразие цитотипов, обусловленное вариациями числа и типов В-хромосом, чаще встречается анеуплоидия и одновременно анеуплоидия и В-хромосомы в одном наборе, причем анеуплоидия происходит за счет большего числа типов хромосом набора, чем у взрослых растений (табл. 3). К генеративной стадии многие цитотипы с несбалансированным числом хромосом элиминируют. У данного вида отбор идет в пользу организмов, у которых сохраняются цитотипы с одной В-хромосомой, относящейся к стандартному типу.

Исследуемые ценопопуляции *C. sibirica* четко различаются по цитогенетической структуре. В связи с этим следует отметить, что ценопопуляции, находящиеся в наиболее экологически различных местах обитания, максимально различаются между собой по характеру анеуплоидии, по встречаемости растений с В-хромосомами, а также по изменению частоты вариантов В-хромосом. В ценопопуляциях, находящихся в сходных экологических условиях, выявлено сходство по встречаемости растений с несбалансированным числом хромосом. Встречаемость проростков или взрослых растений с несбалансированным числом хромосом в течение ряда лет в одной и той же ценопопуляции достоверно не изменяется. Относительная стабильность генетической структуры *C. sibirica*, обусловленная системой В-хромосом и анеуплоидией, обеспечивает существование ценопопуляций данного вида в конкретных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 6. № 9. С. 1280—1284. — *Борисов Ю. М.* Цитогенетическая структура популяции *Apodemus peninsulae* (*Rodentia, Muridae*) на побережье Телецкого озера (Алтай) // Генетика. 1990. Т. 26. № 7. С. 1212—1220. — *Заугольнова Л. В., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. В.* Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 182 с. — *Красников А. А.* Числа хромосом некоторых представителей семейства *Asteraceae* из Сибири // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1702—1703. — *Крогулевич Р. Е.* Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1978. С. 19—48. — *Лавренко А. Н., Сердитов Н. П.* Числа хромосом некоторых представителей флоры Урала (Коми АССР) //Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 846—847. — *Назарова Э. А.* Изучение В-хромосом *Crepis sancta* (L.) Babc. // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 6. С. 929—930. — *Назарова Э. А.* В-хромо-

сомы *Crepis pannonica* (Jack.) C. Koch. // Генетика. 1970. Т. 6. № 2. С. 165—167. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 290 с. — *Ростовцева Т. С.* Числа хромосом некоторых видов семейства *Asteraceae* Dumort. // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 4. С. 582—589. — *Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. Т. 10. № 12. С. 160. — *Соколовская А. П.* Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР // Тр. Лен. о-ва естествоиспытателей. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 124 с. — *Флора СССР.* М.; Л.: Наука, 1964. Т. 29. С. 608—610. — *Цитленок С. И., Недоспасова Т. Г.* Изучение B-хромосом *Crepis sibirica* L. // Цитология и генетика. 1982. № 1. С. 28—31. — *Цитленок С. И., Вайшля О. Б.* B-хромосомы *Festuca pratensis* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 116—119. — *Babcock E. B.* The genus *Crepis.* Pt I. The taxonomy, philogeny, distribution and evolution of *Crepis* // Univ. Calif. Press. 1947. Vol. 21. P. 1—197. — *Battaglia E.* Cytogenetics of B-chromosomes // Caryologia. 1964. Vol. 17. N 1. P. 245—299. — *Bosemark N. O.* On accessory chromosomes in *Festuca pratensis.* I. Cytogenetical investigation // Hereditas. 1954. Vol. 40. N 3-4. P. 346—376. — *Jones R. N.* B-chromosome system in flowering plants and animal species // Int. Rev. Cytol. 1975. Vol. 40. P. 1—100. — *Fröst S.* The cytological behavior of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa* L. // Hereditas. 1956. Vol. 42. N 3-4. P. 415—431. — *Fröst S.* Numerical increase of accessory chromosomes in *Crepis conyzaefolia* // Hereditas. 1962. Vol. 48. N 1-4. P. 667—676. — *Müntzing A., Nugren A.* A new diploid variety of *Poa alpina* with two accessory chromosomes of meiosis // Hereditas. 1955. Vol. 41. P. 405—422. — *Swezy O.* Chromosome alteration in *Crepis* // The Amer. Nat. 1935.Vol. 69. N 723—725. P. 383—384.

Томский государственный университет Получено 2 I 1991

УДК 581.526.3 : 581.9 (470.11)

Н. В. Вехов

ГИДРО- И ГИДАТОФИТЫ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ БАССЕЙНА РЕКИ ЕЛЕЦ (ЗАПАДНЫЙ МАКРОСКЛОН ПОЛЯРНОГО УРАЛА)

N. V. VEKHOV. HYDRO- AND HYDATOPHYTES OF RESERVOIRS AND DRAINS OF THE ELETZ RIVER BASIN (THE WESTERN MACROSLOPE OF THE POLAR URAL)

В различных водоемах и водотоках бассейна р. Елец (на западном макросклоне Полярного Урала) обнаружено 16 видов гидро- и гидатофитов, являющихся в основном плюризональными и бореальными формами. Обсуждаются их видовой состав, биотопическое распределение, особенности произрастания и степень обилия в пойменных озерах-старицах, русле реки, водораздельных водоемах и основных притоках. Наибольшее разнообразие флоры макрофитов выявлено в предгорной части бассейна (16 видов). В горнотундровых водоемах (горной части бассейна) отмечено всего 8 видов. Рассматриваются высотные пределы распространения видов.

Сведений о гидро- и гидатофитах горнотундровых ландшафтов Полярного Урала еще недостаточно (Игошина, 1966). Это не позволяет более точно представить развитие флористических комплексов региона, эволюция которых рассматривается пока на основе изучения только наземной растительности (Ребристая, 1977; Кулиев, Морозов, 1988; Морозов, Кулиев, 1989). С целью сбора недостающих материалов автором при изучении гидробиологических особенностей водных экосистем Полярного Урала и его предгорий в июле—августе 1979, 1981, 1982, 1986 и 1989 г. проводились сборы гидро- и гидатофитов в водоемах и водотоках бассейна р. Елец (притока р. Усы) — одной из наиболее крупных рек его западного макросклона. Обследованы оз. Перевальное (0.7 км к югу от ст. Полярный Урал Северной ж. д.) и расположенное в 1.0—1.2 км от него обширное безымянное озеро, озера во внепойменной части бассейна, старичные озера в среднем (близ ст. Хорота Северной ж. д.) и нижнем (близ ст. Елецкая Северной ж. д.) течении реки, где образованы огромные расширения пойменной террасы, занятые древовидными ивняковыми зарослями из *Salix*

phylicifolia L., *S. glauca* L., *S. lanata* L. и осоково-разнотравными лугами. Собран также материал из водоемов в низовьях крупных притоков р. Елец — рек Харуты (левого притока среднего течения) и Лекъелец (правого притока нижнего течения), руч. Воргашор (левого притока нижнего течения) и различных мелководных озер на водораздельных участках тундр в бассейне этих притоков. Гербарий собранных макрофитов находится во Всесоюзном научно-исследовательском институте охраны природы и заповедного дела Госкомприроды СССР в г. Москве. Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Разделение макрофитов на экологические группы проведено согласно ранее опубликованным сведениям (Вехов, 1984, 1987; Вехов, Кулиев, Морозов, 1986; Флора и фауна..., 1978).

Горная часть бассейна р. Елец

К горному ландшафту приурочена меньшая часть басейна р. Елец (не более 20—25% его общей площади). Западная граница горной части бассейна р. Елец проходит от слияния р. Харута и руч. Харуташор, через г. Яймыльк, отметку 93/94 км участка Сейда-Лабытнанги и верховья р. Маниташор (вдоль западного склона хр. Маниташор). Здесь расположены преимущественно небольшие по площади водного зеркала (от 30—40 до 600—20 000 м^2) мелководные озера (0.3—2.5 м гл.), образовавшиеся в понижениях рельефа, на конусах выносов твердых пород при деградировании покровных ледников (основная масса озер), и термокарстовые озера. Практически все озера расположены на минеральных грунтах, среди морен из глинистых фракций с галькой, валунами и песком. Донные отложения представлены глинистыми, глинисто-песчаными грунтами с галькой, необкатанными валунами и глыбами, с тонким наилком из остатков малоразложившейся прибрежной растительности (ожик, осок, лишайников, мхов, злаков), вероятно, попавших в озера со стоком весенних талых вод. Питание таких озер осуществляется за счет атмосферных осадков, поступления талых снеговых вод весной и (или) от тающих снежников летом. На этой территории находится всего 2 обширных озера — Перевальное (1.3 км дл., 0.3—0.5 км шир., до 9—11 м гл.) и расположенное ниже по макросклону безымянное мелководное (0.7—0.9 км дл., 0.2—0.5 км шир., до 2.5—3.0 м гл.), соединенное с оз. Перевальным ручьем. Оба озера подпрудно-ледникового происхождения и образовались при перекрывании межгорной долины мореной деградирующих покровных ледников. Характер грунтов в безымянном озере такой же, что и в менее обширных по площади многочисленных озерах вокруг него. В оз. Перевальном преобладают различные песчаные грунты с галькой, глиной и валунами. Безледный период во всех озерах горной части относительно короткий — с середины—конца июня до середины сентября; водная толща прогревается до 11—26 °С (в мелких озерах) и 11—23 °С (в оз. Перевальном и безымянном обширном озере). В оз. Перевальном глубже 2—3 м от поверхности температура воды всегда не выше 11—16°. Р. Елец и ее притоки на этом участке похожи на горные реки сильным течением, грунтами, состоящими из гальки, каменных глыб, валунов и небольшой примеси мелких фракций (песка, глины). Для них характерны значительные весенние и осенние паводки, а также менее выраженные и непродолжительные подъемы воды после дождей в течение всего безледного периода. Водная толща прогревается до 11—16°.

Флора гидро- и гидатофитов таких водоемов и водотоков крайне бедна (см. таблицу). Вероятно, только незначительная часть макрофитов проникает в глубь горных систем из озер и рек прилегающих к Полярному Уралу участков тундр по долинам рек между отдельными горными массивами и сквозным долинам, пересекающим Уральский хр. по широте (долины рек Собь и Елец). Здесь найдено всего лишь 8 таких видов гидро- и гидатофитов: *Arctophila fulva, Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, P. perfoliatus, Lemna trisulca, Ranunculus*

Состав и распространение гидро- и гидатофитов в бассейне р. Елец (западный макросклон Полярного Урала)

Виды гидро- и гидатофитов	Экологическая группа растений	Географическая характеристика вида	Распространение видов									
			горная часть		предгорная часть							
			мелкие озера и другие стоячие водоемы на внепойменных участках	оз. Перевальное	мелкие озера и другие стоячие водоемы на внепойменных участках	заливы в русле р. Елец		старицы в пойме р. Елец и озера I и II надпойменных террас		пойма устьевой части и русла притоков р. Елец		
						нижнее течение	среднее течение	нижнее течение	среднее течение	р. Харута	руч. Воргашор	р. Лекъелец
Sparganium hyperboreum Laest.	gd	Циркумполярный гипоарктический	—	—	+	—	—	+	+	+	+	+
S. minimum Wallr.	gd	Циркумбореальный	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—
Potamogeton pectinatus L.	gt	Плюризональный бореальный	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+
P. alpinus Balb.	gd-gt	Бореальный северного полушария	—	—	—	+	+	+	+	—	—	+
P. praelongus Wulf.	gt	Плюризональный северного полушария	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—
P. perfoliatus L.	gt	»	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—
P. berchtoldii Fieb.	gt	Плюризональный	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	gg-gd	Циркумполярный арктический	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Lemna trisulca L.	gt	Бореальный	+	—	+	—	—	+	+	—	—	—
Batrachium trichophyllum (Claix) Bosch	gt	Космополит	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+
Ranunculus gmelinii DC.	gd	Бореальный	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
R. hyperboreus Rottb.	gd	Циркумполярный арктический	+	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Callitriche hermaphroditica L.	gt	Плюризональный	+	—	+	—	—	+	+	+	+	+
C. verna L.	gd	»	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Myriophyllum spicatum L.	gd	»	—	—	—	—	—	+	+	—	—	+
Hippuris vulgaris L.	gd	Бореальный	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Общее число видов			6	4	6	5	4	14	11	6	6	8
Всего видов в данной части бассейна			8		16 (из них 14 — нижнее течение, 12 — среднее течение)							

Примечание. gt — гидрофиты, gg—gd — гигро-гидрофиты, gd—gt — гидро-гидатофиты.

hyperboreus, Callitriche hermaphroditica, Hippuris vulgaris. В различных мелководных озерах (0.3—2.5 м гл.) наиболее распространены только 2 вида — *L. trisulca* и *A. fulva,* причем они не образуют разрастаний, а представляют собой очень редкие заросли в прибрежье (*A. fulva*), одиночно плавающие в толще воды или лежащие на дне растения (*L. trisulca*). Из 98 обследованных таких водоемов *A. fulva* обнаружена в 36 (только в озерах на минеральных грунтах), а *L. trisulca* — в 47. *A. fulva* не встречается в водоемах, расположенных выше 300—350 м над ур. м., а *L. trisulca* найдена в мелководных озерах на торфяниках, в полосе стока, ложбинах и на минеральных грунтах, находящихся на высоте до 400 м над ур. м. *Callitriche hermaphroditica* и *Hippuris vulgaris* — очень редкие виды, встречены в основном в мелких озерах вдоль ж.-д. полотна, на заболоченных прибрежьях.

На территории горной части бассейна р. Елец в самой реке и ее притоках никаких гидро- и гидатофитов не обнаружено, видимо, вследствие крайне неблагоприятных условий обитания макрофитов.

На самой границе с предгорной частью — на западных склонах краевых хребтов Полярного Урала обнаружен *Sparganium hyperboreum*; здесь он произрастает в термокарстовых озерах на торфяниках и торфяниках с суглинками, в канавах и заболоченных термокарстовых западинах. По долинам р. Елец и ее притоков он не заходит в глубь Уральской горной системы (пока наиболее восточная точка его обнаружения — отметка 93/94 км участка Сейда-Лабытнанги Северной ж. д.).

Среди всех озер горной части бассейна р. Елец особый интерес представляет оз. Перевальное, откуда вытекает крупный безымянный приток р. Елец. Здесь обнаружены заросли рдестов *Potamogeton perfoliatis, P. pectinatus, P. berchtoldii.* Повышенный интерес к этому озеру вызван тем, что в период с 1979 (в этот год автором впервые здесь были проведены гидробиологические работы) до 1982 г., кроме *A. fulva*, никаких макрофитов не было отмечено. По сообщениям рыбаков, первые экземпляры рдестов обнаружены ими в 1983 г., а с 1986 г. рдесты стали настолько многочисленными, что в мелководной зоне озера (0.3—1.8 м) образовали значительные заросли. Видимо, факторами, способствовавшими заселению оз. Перевального рдестами, являются уменьшение глубины в прибрежной зоне (от 2.5—2.8 м в 1979 г. до 0.3—1.8 м в 1989 г. в прибрежной полосе шириной до 100—160 м) из-за снижения объема стока ручьев, текущих со снежников в его водосборном бассейне, а также увеличение стока из самого озера в результате прогрессирующего размыва истока ручья, вытекающего из озера. Последнее стало возможным из-за антропогенной эрозии берега и прибрежного склона, вызванной разрушением почвенно-растительного покрова гусеничным транспортом, поскольку здесь проходит вездеходная дорога. За 10-летний период глубина озера уменьшилась на 1.0—1.3 м, в результате чего уровень прогрева мелководий увеличился на 2—5° (от 14.6—15.7° — максимум в 1979 г. до 19.6—22.5° — максимум в 1989 г.). Эти обстоятельства, видимо, и предопределили акклиматизацию вселившихся рдестов. В расположенном ниже по макросклону безымянном обширном озере, связанном с оз. Перевальным ручьем, никаких рдестов не обнаружено, а отмечена только *Lemna trisulca.*

Предгорная часть бассейна р. Елец

Эта территория охватывает бассейн среднего и нижнего течения р. Елец и основные бассейны всех мелких ее притоков (рек Харута, Лекъелец, Воргашор и более мелких безымянных). Условной границей между участками бассейна среднего и нижнего течения автор считает широту ст. Елецкая Северной ж. д. Это, скорее, флористический рубеж, нежели географический, поскольку характер водоемов на водоразделах, в пойме и самом русле мало различается в нижней

и верхней частях бассейна р. Елец. В предгорной части бассейна р. Елец выделены следующие типы местообитаний гидро- и гидатофитов: русло реки, пойменные (старичные) постоянные и пересыхающие озера, надпойменные (водораздельные, тундровые) термокарстовые озера. Пойма р. Елец относительно неширокая (от 50 до 300 м), причем ширина русла реки не более 5—50 м (пойменных озер-стариц, за исключением 2 участков, нет); характерно наличие рукавов и проток, многочисленны перекаты, чередующиеся с небольшими плесами (0.3—3.6 м гл.); грунты песчаные с примесью гальки, глины и валунов. Характерны резкие подъемы паводковых вод весной и осенью и значительное обмеление в летний период, питание осуществляется в основном за счет атмосферных осадков и талых снеговых и ледниковых вод. В этой части бассейна р. Елец пойменные озера-старицы сосредоточены на 2 больших пойменных расширениях (их ширина 1—1.5 км близ ст. Хорота в среднем течении и 1.5—2 км близ ст. Елецкая в нижнем течении), занятых древовидными ивняками и осоково-разнотравными лугами. Лишь здесь встречаются пойменные озера и разной степени проточности старицы, а также уже изолированные озера-старицы, расположенные у границы пойменной и I надпойменной террас. Такие водоемы обычно удлиненной формы (0.1—1.0 км дл., 3—100 м шир., 0.1—3.6 м гл.); для них характерны илистые песчаные и глинистые грунты с галькой; температура воды 8—23 °С. Часть бессточных пойменных озер находится на вершинах пойменной террасы, они временные, пересыхают в конце июля—середине августа или уровень воды в них падает до 0.1—0.15 м и от них остаются только небольшие лужи. Непроточные пойменные озера интенсивно заболачиваются. Все пойменные озера прогреваются до 11—24°. Водораздельные озера преимущественно термокарстового происхождения, их размеры такие же, как и размеры озер на востоке Большеземельской тундры, а условия обитания макрофитов аналогичные (подробнее см.: Вехов, 1984, 1987).

В предгорной части бассейна р. Елец выявлено 16 видов гидро- и гидатофитов: *Sparganium hyperboreum, S. minimum, Potamogeton pectinatus, P. alpinus, P. praelongus, P. perfoliatus, P. berchtoldii, Arctophila fulva, Lemna trisulca, Batrachium trichophyllum, Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus, Callitriche hermaphroditica, C. verna, Myriophyllum spicatum, Hippuris vulgaris*. Основное различие флор гидро- и гидатофитов средней и нижней частей бассейна р. Елец состоит в том, что состав макрофитов в его низовьях наиболее богатый (здесь отмечено 16 обнаруженных видов), тогда как в среднем течении — всего 12 (не отмечены обитающие в нижнем течении *S. minimum, P. praelongus, P. perfoliatus, R. hyperboreus*; см. таблицу). Только 9 из 16 макрофитов встречены одновременно в предгорной и горной частях бассейна (*P. perfoliatus, P. pectinatus, P. berchtoldii, A. fulva, L. trisulca, S. hyperboreum, C. hermaphroditica, H. vulgaris, R. hyperboreus*).

Распределение гидро- и гидатофитов в различных местообитаниях в бассейне р. Елец в нижнем и среднем течениях одинаковое. Полностью отсутствуют высшие водные растения в самом русле р. Елец, где лишь в небольших изолированных заливах, куда впадают временные и постоянные ручьи, несущие органику, образуются иловые толщи и отсутствует влияние речного потока. В таких заливах отмечены *P. alpinus, P. pectinatus, P. berchtoldii, Myriophyllum spicatum, Batrachium trichophyllum*, формирующие довольно редкие заросли, небольшие по площади. В самом же русле, на стремнине, только дважды были обнаружены 2 укоренившихся экземпляра *B. trichophyllum*, видимо, случайно вынесенных из стариц. Полностью отсутствуют гидро- и гидатофиты в руслах и поймах среднего и почти на всем протяжении нижнего течения основных притоков р. Елец — реках Лекъелец, Харута, Воргашор и в более мелких безымянных. Здесь заросли обедненного состава и очень редкие (*Potamogeton pectinatus, P. alpinus, P. berchtoldii, Batrachium trichophyllum*), отмечены только в 200—300-метровой устьевой зоне; такие участки поймы по условиям обитания

макрофитов близки аналогичным на р. Елец. В небольших старицах таких притоков обнаружены, кроме этих видов, *Sparganium hyperboreum, Callitriche hermaphroditica, Myriophyllum spicatum, Ranunculus gmelinii.*

В пойменных участках бассейна р. Елец формирование зарослей водных растений начинается только со среднего течения реки вне пределов горных хребтов, при этом река пересекает лишь невысокие моренные холмы и отдельные горные останцы. В предгорьях в долине р. Елец видовой состав гидро- и гидатофитов довольно однообразен и лишь в нижнем течении незначительно обогащается из-за появления здесь *Sparganium minimum, Potamogeton perfoliatus, Ranunculus hyperboreus.* В пределах бассейна р. Елец среди всех типов биотопов макрофитов обследованной территории именно в пойменных местообитаниях отмечена наиболее разнообразная флора гидро- и гидатофитов (14 из 16 видов, характерных для предгорного участка бассейна); здесь нет только *Arctophila fulva* и *Hippuris vulgaris*, произрастающих на водоразделах. Большое богатство флоры, видимо, связано с образованием иловых толщ, наличием изолированных заливов, малопроточных и непроточных стариц и озер на вершинах пойменных террас. Хорошо различаются состав и степень обилия высших водных растений в старицах р. Елец. В полностью изолированных и малопроточных старицах, озерах, на самых высоких участках пойм и близ подножия склона I надпойменной террасы отмечено 12 видов гидро- и гидатофитов. Доминирующие виды — *Potamogeton alpinus, P. pectinatus, P. berchtoldii* (иногда *P. perfoliatus*), *Batrachium trichophyllum, Myriophyllum spicatum, Sparganium hyperboreum, S. minimum.* Они формируют заросли, нередко покрывающие все дно или образующие крупные куртины. Вероятно, снижение проточности и накопление здесь иловых толщ (мощность илистых и илисто-глинистых наносов достигает 0.15—0.45 м) — основные причины относительного богатства флоры высших водных растений в подобных экосистемах. В проточных старицах, где иловые толщи менее мощные (0.15—0.2 м), отмеченные лишь в заливах и на затишных участках, произрастает всего 2 вида — *Potamogeton pectinatus* и *Batrachium trichophyllum*; никаких зарослей они не образуют. Здесь наблюдались либо небольшие группы и куртины (по 2—8 экз.), либо единичные растения, вынесенные из малопроточных стариц и случайно закрепившиеся.

В мелководных озерах на водоразделах предгорной территории бассейна р. Елец отмечено небольшое разнообразие флоры макрофитов: *Sparganium hyperboreum, S. minimum, Arctophila fulva, Lemna trisulca, Callitriche hermaphroditica, Hippuris vulgaris.* Эти водные растения занимают прибрежья озер и сплавины, образованные мхами, *Carex concolor* R. Br. и *Comarum palustre* L. Причем в озерах на торфяниках наиболее массовы *S. hyperboreum, S. minimum, L. trisulca, H. vulgaris*, а в водоемах на минеральных грунтах — *S. hyperboreum, A. fulva* и *L. trisulca.*

Обсуждение результатов и заключение

По характеру биотопического распределения выделено несколько групп гидро- и гидатофитов. *Potamogeton perfoliatus, P. pectinatus* и *P. berchtoldii* широко распространены в р. Елец, ее старицах и крупных озерах подпрудно-ледникового происхождения (в оз. Перевальном). Распространение части видов (*Callitriche hermaphroditica, Sparganium minimum, Potamogeton praelongus, P. alpinus, Batrachium trichophyllum, Myriophyllum spicatum*) ограничено только системой пойменных озер-стариц, руслом и низовьями основных притоков р. Елец, озерами на возвышенных участках пойменных террас и на прилегающих участках I надпойменной террасы. *S. hyperboreum* и *Lemna trisulca* — виды, часто встречающиеся как на внепойменных участках, так и в водоемах на пойменной террасе, в старицах. К очень редким видам, обнаруженным только в проточных канавах

и временных стоячих водоемах на территории пос. Елецкий (I и II надпойменные террасы), относятся *Ranunculus gmelinii, R. hyperboreus. Hippuris vulgaris* произрастает на обсохших отмелях термокарстовых западин и в мелководных озерах лишь вне пойм. Обследованные мелкие озера (до 2.5 м гл.) внепойменной горной и предгорной частей бассейна р. Елец отличаются от таковых Большеземельской тундры полным отсутствием в первых из них рдестов и *Myriophyllum spicatum*, которые довольно обычны в аналогичных биотопах равнинных субарктических тундр (Вехов, 1984, 1987; Вехов, Кулиев, 1985, 1986).

Выяснено предельное высотное распространение гидро- и гидатофитов в бассейне р. Елец. Высотный предел вертикального распространения *Arctophila fulva* и *Lemna trisulca* в горной части бассейна — 300—400 м над ур. м., а диапазон высот 250—300 м над ур. м. — предел распространения *Sparganium hyperboreum* и *Hippuris vulgaris* на склонах краевых хребтов горного массива и отдельных останцов в предгорной части бассейна. Все остальные виды гидро- и гидатофитов отмечены в водных системах, находящихся ниже 250 м над ур. м.

В ходе исследований выявлены некоторые особенности биологии гидро- и гидатофитов. Для обследованных мелких озер разного происхождения в бассейне р. Елец характерно отсутствие поясности в распределении высших водных растений, которая ранее выявлена в озерах равнинных тундр (Вехов, Кулиев, 1985, 1986), видимо, вследствие их малой глубины (0.1—2.5 м). Макрофиты в таких водоемах занимают практически все участки дна, за исключением очень небольшой зоны максимальных глубин (1.8—2.5 м), кроме *Lemna trisulca*, встречающейся и здесь. Лишь в оз. Перевальном выделяется прибрежный пояс из рдестов, занимающий литораль (0.2—1.8 м). Чистые заросли только из одних рдестов обнаружены также лишь в оз. Перевальном. Однако в слабопроточных старицах, в некоторых пойменных пересыхающих озерах, озерах у границы с I надпойменной террасой выявлены смешанные заросли, состоящие из *Potamogeton alpinus, P. pectinatus, P. berchtoldii, P. perfoliatus, Batrachium trichophyllum, Callitriche hermaphroditica.* Чистые заросли, представленные одним из 2 видов — *Potamogeton pectinatus* или *Batrachium trichophyllum*, — обычное явление в сильнопроточных старицах. Виды рода *Potamogeton* и *Batrachium trichophyllum* занимают самые разные грунты — галечниковые с маломощными илистыми и глинистыми наносами, глинисто-илистые с галькой и валунами, чистые глинисто-илистые и песчаные. *Hippuris vulgaris, Arctophila fulva, Myriophyllum spicatum, Sparganium hyperboreum* предпочитают илисто-глинистые с торфом и торфянистые грунты.

Выявлен набор доминирующих видов в отдельных типах водных экосистем. В оз. Перевальном наиболее массовы *Potamogeton perfoliatus, P. pectinatus*. Во всевозможных мелких водоемах на внепойменных участках обследованной территории преобладает *Sparganium hyperboreum*. Во всех старицах к наиболее массовым относятся *Potamogeton alpinus, P. pectinatus, P. berchtoldii, Lemna trisulca, Myriophyllum spicatum, Sparganium hyperboreum*. Эти же виды гидро- и гидатофитов относятся к доминирующим макрофитам в аналогичных местообитаниях высших водных растений на равнинных ландшафтах тундровой зоны (Вехов, Кулиев, 1985, 1986). Цветение у *Potamogeton, Batrachium trichophyllum, Sparganium, Callitriche, Ranunculus* продолжается с начала июля до конца июля—конца августа, а плодоношение начинается в середине июля. *Myriophyllum spicatum* зацветает в середине июля.

Видовой состав гидро- и гидатофитов бассейна р. Елец беднее по сравнению с таковым востока Большеземельской тундры (Игошина, 1966; Флора..., 1974—1977; Флора и фауна..., 1978; Вехов, Вехов, 1980; Вехов, 1984, 1987; Вехов, Кулиев, Морозов, 1986). В бассейне р. Елец не найдены отдельные виды рдестов (*Potamogeton friesii* Rupr., *P. gramineus* L.), роголистник *Ceratophyllum demersum* L., ряска малая *Lemna minor* L., некоторые ежеголовники (*Sparganium angustifolium* Michx.), лютик Палласа *Ranunculus pallasii* Schlecht. и ряд других.

Обедненность флоры макрофитов, видимо, является следствием неблагоприятных для них условий существования в водных экосистемах бассейна р. Елец (подробнее см. выше) в основном из-за горного и предгорного характера ландшафта обследованной территории. Относительное улучшение условий существования макрофитов в озерах-старицах (они хорошо прогреваются и здесь распространены продуктивные илистые толщи) приводит к заметному увеличению видового разнообразия их флоры. Но число таких местообитаний гидро- и гидатофитов невелико, поэтому в целом водоемы с богатой флорой высших водных растений не характерны для бассейна р. Елец. Они занимают крайне ограниченные по площади участки поймы р. Елец только в пределах расширений пойменной террасы, в 2 точках среднего и нижнего течения реки. На большей же территории бассейна р. Елец, где распространены в основном мелкие термокарстовые озера и озера на склонах горных хребтов, отмечены водоемы с крайне бедной и однообразной флорой макрофитов.

В составе флоры макрофитов заметно явное преобладание плюризональных и бореальных гидро- и гидатофитов (см. таблицу), как и в водоемах граничащей с Полярным Уралом Большеземельской тундры (Вехов, 1984, 1987; Вехов, Кулиев, 1985, 1986). Это свидетельствует об аллохтонном характере флоры макрофитов обследованной территории и соответствует общей закономерности формирования флоры высших водных и околоводных растений тундровой зоны европейской части СССР в результате заселения ее мигрантами из лесного пояса (Вехов, 1984, 1987; Вехов, Кулиев, 1985, 1986). По-видимому, процесс формирования флоры гидрофильных растений обследованной территории не закончился, а еще продолжается. Теотертические озера Полярного Урала и его западного макросклона по своему термическому режиму могут служить биотопами для акклиматизации новых видов макрофитов-вселенцев. Однако эта территория сравнительно недавно освободилась от влияния покровных оледенений, и здесь плохо выработаны долины рек, невелики площади пойм и мало стариц. В связи с относительно небольшим геологическим возрастом ныне существующих озер бассейна р. Елец в них отсутствуют продуктивные донные отложения (илистые, илисто-песчаные, илисто-глинистые) или они маломощны (особенно на плакорных участках территории), преобладают в основном глинисто-каменистые отложения, щебнистые с валунами и т. п., торфяная крошка. Реки имеют горный и полугорный характер течения. Эти особенности водных экосистем региона, видимо, являются своеобразными экологическими барьерами для макрофитов-вселенцев, хотя сквозная широтная долина, образованная реками Собь (бассейн р. Обь) и Елец (бассейн р. Уса) и пересекающая Уральский хр., согласно данным О. С. Зверевой (1969), — один из путей миграции водных организмов из Сибири в Европу, и наоборот. Становлению флоры гидро- и гидатофитов региона должны были способствовать периоды потепления климата, аналогичные голоценовому климатическому оптимуму, когда в субарктические тундры проникали бореальные и плюризональные виды, составляющие основу флоры макрофитов. Именно потепления климата в голоцене обусловили начало проникновения из лесной зоны ряда бореальных и плюризональных видов в предгорья, расположенные на сопредельной с бассейном р. Елец территории Большеземельской тундры (подробнее см. Вехов, 1984, 1987; Вехов, Кулиев, Морозов, 1986). Затем этот процесс прервался в связи с похолоданием климата, а мигранты сохранились в отдельных точках в силу локальных улучшений условий обитания макрофитов. В будущем при потеплении климата возможно возобновление этого процесса и миграции бореальных и плюризональных видов из лесной зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов В. Н., Вехов Н. В. Видовой состав и распределение макрофитов в водоемах окрестностей г. Воркуты (восточная часть Большеземельской тундры). М., 1980. 7 с. Деп.

в ВИНИТИ 24.03.80. № 1158-80. — *Вехов Н. В.* Высшие водные растения северо-востока европейской части СССР и проблема их охраны. М., 1984. 27 с. Деп. в ВИНИТИ 9.04.84. № 2115-84. — *Вехов Н. В.* Высшие водные и околоводные растения севера и северо-востока европейской части СССР // Тез. докл. науч. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора Северного края». Архангельск: Географ. о-во СССР, 1987. С. 14—17. — *Вехов Н. В., Кулиев А. Н.* Высшие водные растения западных предгорий Северного Тимана // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 786—791. — *Вехов Н. В., Кулиев А. Н.* Распространение гидрофильных растений на Северном Тимане, в Малоземельской и на западе Большеземельской тундр // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1241—1248. — *Вехов Н. В., Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Новые и редкие виды высших водных и околоводных растений на востоке Большеземельской тундры // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1619—1620. — *Зверева О. С.* Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука, 1969. 279 с. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 6. С. 135—223. — *Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Островные редколесья западного макросклона Полярного Урала // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1446—1455. — *Морозов В. В., Кулиев А. Н.* О некоторых флористических рубежах в свете новых находок на востоке Большеземельской тундры и западном макросклоне Полярного Урала // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 339—350. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 274 с.; 1976. Т. 2. 316 с.; 1976. Т. 3. 294 с.; 1977. Т. 4. 312 с. — *Флора* и фауна водоемов европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1978. 192 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Всесоюзный научно-исследовательский институт
охраны природы и заповедного дела Госкомприроды СССР
Москва, Знаменское-Садки

Получено 1 XII 1989

УДК 581.9.(571.53 : 633.2.032

В. П. Еременко

ФЛОРА ЛУГОВ БАРГУЗИНСКОЙ КОТЛОВИНЫ

V. P. ERJOMENKO. MEADOW FLORA OF THE BARGUZIN HOLLOW

Приведен общий список видов сосудистых растений луговой флоры Баргузинской котловины. Проведены систематический, биологический, эколого-морфологический, экологический и географический анализы флоры.

Согласно ботанико-географическому районированию Байкальской Сибири (Пешкова, 1985), Баргузинская котловина входит в состав Прибайкальского округа Забайкальской провинции Восточно-Сибирской подобласти Евразиатской хвойной области. Котловина расположена к востоку от оз. Байкал и представляет собой остров степей и боровых лесов, расположенных среди огромных пространств горной лиственничной тайги. В поймах р. Баргузин и ее притоков распространена луговая растительность, представленная следующими классами формаций: настоящие, остепненные, болотистые, торфянистые и пустошные луга. Наиболее распространены болотистые и настоящие луга.

Общие сведения о флоре незалесенной части котловины (число видов без списка) приводятся в работе В. Ф. Климовой (1965). В более поздних и кратких сообщениях, касающихся травянистой растительности этого региона (Дутина и др., 1970; Таран, Хмель, 1971), упоминаний о флоре лугов в целом нет.

Изучение флоры лугов Баргузинской котловины проводилось нами в 1986—1990 гг. при их детальном геоботаническом обследовании.

При составлении флористического списка использованы сводки «Флора Центральной Сибири» (1979), «Флора Сибири» (1987—1990), «Флора СССР» (1934—1964), собственные гербарные сборы и материалы геоботанических описаний.

Общий список видов, отмеченных на лугах Баргузинской котловины, состоит из 293 видов, относящихся к 171 роду и 45 семействам. По сравнению с литературными данными (Флора ..., 1979) 51 вид для исследуемого района отмечен впервые. Из интересных флористических находок следует отметить *Juncus orchonicus*.

Далее приведен список сосудистых растений, который не является исчерпывающим. Дальнейшие исследования могут дополнить состав луговой флоры района. В частности, возможны новые находки в семействах осоковых, ситниковых, бобовых и др.

В предлагаемом сводном списке (табл. 1) названия видов растений даны по сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981), за исключением *Juncus orchonicus* и *Eleocharis quinquiflora* (их названия даны по «Флоре Сибири»).

Анализ систематического состава флоры (табл. 2) показывает, что в первых 10 ведущих семействах содержится 67.7% всего видового состава флоры. Наиболее богаты видами семейства мятликовых (39 видов), астровых (33), осоковых (31). Поскольку систематическая структура флоры определяет ее региональную принадлежность (Толмачев, 1970; Малышев, 1972), флору лугов Баргузинской котловины по преобладающему числу семейств (*Poaceae, Asteraceae, Cyperaceae*) следует отнести к бореальной области.

По видовому богатству ведущими являются роды *Carex* (22 вида), *Potentilla* (9), *Polygonum* (8), *Artemisia* (8), *Pedicularis* (6), *Poa* (5). Родовая насыщенность, выраженная средним числом видов, приходящихся на каждый род, при указанном выше составе флоры характеризуется как 1.71 : 1. Такой же низкий показатель (1.86 : 1) отмечен и для флоры лугов р. Уды на сопредельной территории Западного Забайкалья (Ионычева, 1979). Невысокая родовая насыщенность характеризует флору пространственно весьма ограниченных районов (Толмачев, 1974), в то время как для луговых флор более обширных территорий она выше: для суходольных лугов юга Средней Сибири — 2.1 : 1 (Павлова, 1980), для лугов Камчатской области — 2.4 : 1 (Степанова, 1985).

При анализе флористического материала установлено, что у значительного числа семейств количество родов и видов небольшое. Так, из 45 семейств исследованной флоры только у 6 количество видов равно и превышает 15, а у 39 семейств колеблется от 1 до 14. Отмеченное обстоятельство дает основание считать флору лугов Баргузинской котловины довольно однообразной. В нее входят виды следующих основных жизненных форм: деревья — 4 (1.4%), кустарники — 6 (2.0), полукустарнички — 2 (0.7), многолетние травы — 229 (78.2) и малолетники (1—2-летние) — 52 (17.7).

Многолетние травы представлены корневищными (71.5%), рыхлодерновинными (12.3), плотнодерновинными (3.5), кистекорневыми (2.2), клубнелуковичными (3.2), а стержнекорневые составляют лишь 7.3%. Следовательно, господствующей жизненной формой на наших лугах являются многолетние корневищные растения. Преобладание этой жизненной формы характерно для флоры умеренной зоны всего земного шара (Толмачев, 1974).

Наличие значительной доли малолетников (17.7%) во флоре наших лугов обусловлено рядом причин. Главные из них — это нарушенность части луговых фитоценозов вследствие неумеренного выпаса, залежное происхождение, а также молодость некоторых лугов.

Экологический анализ растений проводился по А. П. Шенникову (1941, 1950), И. А. Цаценкину и др. (1978) на основе отношения растений к водному режиму и минеральному питанию. При характеристике экологических факторов мест обитания использованы как собственные наблюдения, так и описания «Флоры СССР» и региональных флор. Следует отметить, что выделенные группы будут характеризовать отношение видов к экологическим условиям прежде всего Бар-

ТАБЛИЦА 1

Список видов флоры лугов Баргузинской котловины

№ п/п	Жизненная форма, вид	Экологическая группа	Приуроченность к типу растительности
	Деревья		
1	*Pinus sylvestris* L.	мк	Л
2	*Populus suaveolens* Fisch.	м	ПВ, ЛГ
3	*Salix pseudopentandra* (B. Floder.) B. Floder.	м	ЛГ, Б
4	*Betula platyphylla* Sukacz.	м	Л
	Кустарники		
5	*Salix coesia* Vill.	м	ЛГ
6	*S. miyabeana* Seemen	м	ЛГ
7	*S. rhamnifolia* Pall.	мг	ЛГ, Б
8	*Spiraea salicifolia* L.	мг	ЛГ, Б
9	*Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz	м	ЛГ, Б
10	*Rosa acicularis* Lindl.	мк	Л
	Полукустарнички		
11	*Comarum palustre* L.	г	ЛГ, Б
12	*Potentilla bifurca* L.	мк	ЛГ, С
	Многолетние травы		
13	*Equisetum arvense* L.	м	ЛГ
14	*E. fluviatile* L.	мг	ЛГ, Б
15	*E. palustre* L.	мг	ЛГ, Б
16	*E. sylvaticum* L.	м	Л
17	*Typha latifolia* L.	г	Б
18	*Triglochin maritimum* L.	гф	ЛГ
19	*T. palustre* L.	мг	ЛГ, Б
20	*Alisma gramineum* Lej	г	ЛГ, Б
21	*Phalaroides arundinacea* L. Rauschert	мг	ЛГ, ПВ
22	*Hierochloë glabra* Trin.	м	ЛГ, ПВ
23	*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski	мк	ЛГ, С
24	*Stipa sibirica* (L.) Lam.	мк	ЛГ, С
25	*Phleum phleoides* (L.) Karst.	мк	ЛГ, С
26	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	гф	ЛГ
27	*A. brachystachyus* Bieb.	г	ЛГ, ПВ
28	*A. pratensis* L.	м	ЛГ
29	*Agrostis divaricatissima* Mez	мг	ЛГ
30	*A. gigantea* Roth	мг	ЛГ
31	*A. trinii* Turcz.	м	ЛГ, С
32	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	мк	ЛГ, С
33	*C. macilenta* (Griseb.) Litv.	гф	ЛГ, С
34	*C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.	мг	ЛГ, Б
35	*C. purpurea* (Trin.) Trin.	мг	ЛГ, Б
36	*Trisetum sibiricum* Rupr.	м	ЛГ, Л
37	*Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag.	мк	ЛГ, С
38	*Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern.	г	ЛГ, Б
39	*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.	г	ПВ, Б
40	*Koeleria cristata* (L.) Pers.	мк	ЛГ, С
41	*Poa palustris* L.	мг	ЛГ, Б
42	*P. pratensis* L.	м	ЛГ
43	*P. sibirica* Roshev.	м	ЛГ, Л
44	*P. subfastigiata* Trin.	гф	ЛГ, С
45	*P. transbaicalica* Roshev.	мк	ЛГ, С
46	*Glyceria spiculosa* (Fr. Schmidt) Roshev.	г	ПВ, Б
47	*G. triflora* (Korsh.) Kom.	мг	ЛГ, Б
48	*Puccinellia hauptiana* V. Krecz.	гф	ЛГ, ПВ
49	*P. tenuiflora* (Griseb.) Scribn. et Merr.	гф	ЛГ
50	*Festuca rubra* L.	мг	ЛГ, Б
51	*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub	м	ЛГ, С

№ п/п	Жизненная форма, вид	Экологическая группа	Приуроченность к типу растительности
52	*Elytrigia repens* (L.) Nevski	м	ЛГ
53	*Agropyron cristatum* (L.) Beauv.	к	ЛГ, С
54	*Elymus excelsus* Turcz. ex Griseb.	м	ЛГ
55	*E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.	м	ЛГ, Л
56	*E. sibiricus* L.	м	ЛГ
57	*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	к	ЛГ, С
58	*Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link.	гф	ЛГ
59	*Eriophorum polystachyon* L.	г	Б
60	*E. russeolum* Fries	г	Б
61	*Baeothryon pumilum* (Vahl) A. et D. Löve	г	Б
62	*Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel.	г	Б, ПВ
63	*S. sylvaticus* L.	г	Б, П
64	*Bolboschoenus planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor.	г	Б, ЛГ
65	*Eleocharis quinqueflora* (F. X. Hartm.) O. Schwarz	г	Б, ПВ
66	*E. palustris* (L.) Roem. et Schult.	г	ЛГ, Б
67	*Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke	пм	ЛГ, С
68	*Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük.	мг	ЛГ, Б
69	*C. atherodes* Spreng.	г	ПВ, ЛГ
70	*C. capitata* L.	мг	ЛГ, Б
71	*C. coriophora* Fisch. et Mey. ex Kunth	мг	ЛГ
72	*C. diandra* Schrank	мг	Б
73	*C. diluta* Bieb	мг	ЛГ, Б
74	*C. duriuscula* C. A. Mey.	к	С
75	*C. enervis* C. A. Mey.	мг	ЛГ
76	*C. juncella* (Fries) Th. Fries	мг	ЛГ, Б
77	*C. karoi* (Freyn) Freyn	м	ЛГ
78	*C. lasiocarpa* Ehrh.	г	ЛГ, Б
79	*C. lithophila* Turcz.	мг	ЛГ
80	*C. media* R. Br.	м	ЛГ
81	*C. melanantha* C. A. Mey.	м	ЛГ
82	*C. melananthiformis* Litv.	м	ЛГ
83	*C. minuta* Franch.	мг	ЛГ, Б
84	*C. pediformis* C. A. Mey.	к	ЛГ, С
85	*C. pseudocuraica* Fr. Schmidt	г	Б
86	*C. rhynchophysa* C. A. Mey.	г	Б, ПВ
87	*C. rostrata* Stokes	г	Б, ПВ
88	*C. schmidtii* Meinsh.	мг	ЛГ, Л
89	*C. vesicata* Meinsh.	г	Б, ПВ
90	*Acorus calamus* L.	г	Б, ПВ
91	*Juncus geniculatus* Schrank	мг	ЛГ, Б
92	*J. gerardii* Loisel.	мг	ЛГ
93	*J. orchonicus* Novikov	мг	ЛГ, ПВ
94	*Luzula pallescens* Sw.	м	ЛГ, Л
95	*Hemerocallis minor* Mill.	м	ЛГ, Л
96	*Allium maximowiczii* Regel	м	ЛГ
97	*A. sibiricum* L.	м	ЛГ,
98	*A. splendens* Willd. ex Schult. et Schult. fil.	м	ЛГ, Л
99	*Lilium martagon* L. subsp. *sooianum* Priszter	м	ЛГ, Л
100	*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce	м	ЛГ, Л
101	*Iris humilis* Georgi	к	ЛГ, С
102	*I. laevigata* Fisch. et Mey.	г	ЛГ, Б
103	*Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng.	мг	ЛГ
104	*Herminium monorchis* (L.) R. Br.	мг	ЛГ
105	*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.	м	ЛГ, Л
106	*Dactylorhiza cruenta* (O. F. Muell.) Soó	мг	ЛГ
107	*Thesium refractum* C. A. Mey.	мк	ЛГ, С
108	*Rumex acetosella* L.	м	ЛГ
109	*R. protractus* Rech. fil.	мг	ЛГ, Б
110	*R. thyrsiflorus* Fingerh.	м	ЛГ, С
111	*Rheum undulatum* L.	м	З, ЛГ

№ п/п	Жизненная форма, вид	Экологическая группа	Приуроченность к типу растительности
112	*Polygonum alopecuroides* Turcz. ex Meissn.	м	ЛГ, С
113	*P. alpinum* All.	м	ЛГ
114	*P. amphibium* L.	г	ЛГ, Б, ПВ
115	*P. angustifolium* Pall.	мк	ЛГ, С
116	*P. aviculare* L.	м	ЛГ, З
117	*P. sibiricum* Laxm.	гф	ЛГ
118	*Stellaria angarae* M. Pop.	мг	ЛГ, Б
119	*S. dichotoma* L.	к	С, З
120	*S. graminea* L.	м	ЛГ, Л
121	*Silene repens* Patrin	м	ЛГ, Л
122	*Dianthus versicolor* Fisch. ex Link	мк	ЛГ, С
123	*Thacla natans* (Pall. ex Georgi) Deyl et Soják	г	ПВ, Б
124	*Caltha palustris* L.	г	ЛГ, Б
125	*Delphinium grandiflorum* L.	мк	С, З
126	*Anemonidium dichotomum* (L.) Holub	м	ЛГ
127	*Anemone sylvestris* L.	м	ЛГ, Л
128	*Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg.	к	ЛГ, С
129	*Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene	гф	ЛГ, ПВ
130	*Ranunculus gmelinii* DC.	г	Б, ПВ
131	*R. propinquus* C. A. Mey.	м	ЛГ, Л
132	*Thalictrum contortum* L.	м	ЛГ, Л
133	*T. minus* L.	м	ЛГ, Л
134	*T. simplex* L.	м	ЛГ
135	*Rorippa palustris* (L.) Bess.	г	ЛГ, Б
136	*Arabis pendula* L.	м	ЛГ, Л
137	*Sedum aizoon* L.	мк	ЛГ, С
138	*Parnassia palustris* L.	г	ЛГ, Б
139	*Potentilla acervata* Soják	мк	ЛГ, С
140	*P. anserina* L.	мг	ЛГ, ПВ
141	*P. conferta* Bunge	мк	ЛГ, С
142	*P. flagellaris* Wield. ex Schlecht.	м	ЛГ, Л
143	*P. fragarioides* L.	м	ЛГ, Л
144	*P. longifolia* Willd. ex Schlecht.	мк	ЛГ, С
145	*P. tergemina* Soják	мк	ЛГ, С
146	*Geum aleppicum* Jacq.	м	ЛГ, Л, З
147	*Agrimonia pilosa* Ledeb.	м	ЛГ, Л
148	*Sanguisorba officinalis* L.	м	ЛГ, Л
149	*Thermopsis lanceolata* R. Br.	гф	С, ПВ
150	*Medicago falcata* L.	мк	ЛГ, С
151	*Trifolium lupinaster* L.	мк	ЛГ, С
152	*T. pratense* L.	м	ЛГ, Л
153	*T. repens* L.	м	ЛГ, Л
154	*Astragalus adsurgens* Pall.	мк	ЛГ, С
155	*A. inopinatus* Boriss.	мк	ЛГ, С
156	*A. sulcatus* L.	гф	ЛГ
157	*Oxytropis coerulea* (Pall.) DC.	к	С
158	*O. glabra* DC.	гф	ЛГ
159	*O. deflexa* (Pall.) DC.	м	ЛГ
160	*Hedysarum alpinum* L.	м	ЛГ
161	*Vicia amoena* Fisch.	мк	ЛГ, С
162	*V. cracca* L.	м	ЛГ, Л
163	*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.	мк	ЛГ, С
164	*Lathyrus pilosus* Cham.	мг	ЛГ, Б
165	*L. pratensis* L.	мг	ЛГ, Б
166	*Geranium pratense* L.	м	ЛГ, Л
167	*G. vlassovianum* Fisch. ex Link	м	ЛГ, Л
168	*Erodium stephanianum* Willd.	м	ПВ, З, ЛГ
169	*Linum perenne* L.	мк	З, С
170	*Hypericum attenuatum* Choisy	мк	ЛГ, С
171	*Viola patrinii* Ging.	мг	ЛГ

№ п/п	Жизненная форма, вид	Экологическая группа	Приуроченность к типу растительности
172	*Chamerion angustifolium* (L.) Holub	м	Л, ПВ
173	*Epilobium palustre* L.	мг	Б
174	*Hippuris vulgaris* L.	г	Б, ПВ
175	*Bupleurum scorzonerifolium* Willd.	к	ЛГ, С
176	*Cicuta virosa* L.	г	ЛГ, Б
177	*Sium suave* Walt.		
178	*Cnidium davuricum* (Jacq.) Turcz. ex Fisch. et Mey.	м	ЛГ
179	*Primula farinosa* L.	м	ЛГ
180	*Lysimachia davurica* Ledeb.	мг	ЛГ, Б
181	*Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.	г	Б
182	*Glaux maritima* L.	гф	ЛГ
183	*Goniolimon speciosum* (L.) Boiss.	к	С, З
184	*Limonium flexuosum* (L.) O. Kuntze	к	С
185	*Gentiana macrophylla* Pall.	м	ЛГ
186	*Menyanthes trifoliata* L.	г	Б, ПВ
187	*Nonea rossica* Stev.	мк	С, З
188	*Myosotis caespitosa* K. F. Schultz	мг	Б
189	*M. imitata* Serg.	мк	С, ЛГ
190	*M. palustris* (L.) L.	мг	ЛГ, ПВ
191	*Scutellaria ikonnikovii* Juz.	мг	ЛГ, Б
192	*S. scordiifolia* Fisch. ex Schrank	мк	ЛГ, С, З
193	*Schizonepeta multifida* (L.) Briq.	мк	ЛГ, С
194	*Dracocephalum foetidum* Bunge	к	ЛГ, С, З
195	*Phlomis tuberosa* L.	мк	ЛГ, Л
196	*Stachys aspera* Michx.	мг	ЛГ, Б
197	*Mentha canadensis* L.	мг	ЛГ, Л
198	*Linaria acutiloba* Fisch. ex Reichenb.	м	ЛГ, С
199	*Veronica incana* L.	к	С
200	*V. longifolia* L.	м	ЛГ, Л
201	*Castilleja pallida* (L.) Spreng.	мк	ЛГ, С
202	*C. rubra* (Drob.) Rebr.	м	ЛГ, Б
203	*Pedicularis resupinata* L.	м	ЛГ, Л
204	*P. rubens* Steph.	м	ЛГ, Л
205	*P. sceptrum-carolinum* L.	мг	ЛГ, Б
206	*P. venusta* (Bunge) Bunge	м	ЛГ, Л
207	*Plantago cornuti* Gouan	гф	ЛГ
208	*P. maritima* L.	гф	ЛГ
209	*Galium boreale* L.	м	ЛГ, Л
210	*G. verum* L.	мк	ЛГ, С
211	*G. trifidum* L.	мг	ЛГ, Б
212	*Valeriana transjenisensis* Kreyer	м	ЛГ, Л
213	*Campanula glomerata* L.	мк	ЛГ, С
214	*Heteropappus tataricus* (Lindl.) Tamamsch.	мк	ЛГ, С
215	*Aster tataricus* L. fil.	м	ЛГ, Л
216	*Galatella dahurica* DC.	м	ЛГ, Л
217	*Inula britannica* L.	м	ЛГ
218	*I. salicina* L.	м	ЛГ
219	*Achillea acuminata* (Ledeb.) Sch. Bip.	м	ЛГ
220	*A. alpina* L.	мг	ЛГ
221	*A. millefolium* L.	м	ЛГ, Л
222	*Artemisia commutata* Bess.	мк	ЛГ, С
223	*A. dracunculus* L.	мк	ЛГ, С
224	*A. macilenta* (Maxim.) Krasch.	мк	ЛГ, С
225	*A. vulgaris* L.	м	ЛГ
226	*A. tanacetifolia* L.	мк	ЛГ, С
227	*Senecio integrifolius* (L.) Clairv.	м	ЛГ, Л
228	*Ligularia sibiria* (L.) Cass.	мг	ЛГ, Б
229	*Echinops latifolius* Tausch	мк	З, С
230	*Saussurea alpina* (L.) DC.	пм	ЛГ
231	*S. amara* (L.) DC.	гф	ЛГ

№ п/п	Жизненная форма, вид	Экологическая группа	Приуроченность к типу растительности
232	*S. amurensis* Turcz.	мг	ЛГ, Б
233	*Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey.	гф	ЛГ
234	*C. pendulum* Fisch. ex DC.	мг	ЛГ
235	*Rhaponticum uniflorum* (L.) DC.	мк	ЛГ, С
236	*Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb.	м	ЛГ, Л
237	*Sonchus arvensis* L.	м	З, ЛГ
238	*Lactuca sibirica* (L.) Maxim.	м	ЛГ
239	*Ixeridium gramineum* (Fisch.) Tzvel.	м	ЛГ, С
240	*Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC.	м	ЛГ
241	*Hieracium umbellatum* L.	м	ЛГ, Л
	Малолетние травы (одно- и двулетние)		
242	*Eragrostis pilosa* (L.) Beauv.	м	ЛГ
243	*Juncus bufonius* L.	г	ЛГ, Б
244	*Polygonum belophyllum* Litv.	мг	ЛГ, Б
245	*P. hydropiper* L.	мг	ЛГ, Б
246	*Chenopodium album* L.	м	З, ЛГ
247	*C. aristatum* L.	к	С
248	*Axyris amaranthoides* L.	м	З, ЛГ
249	*Salicornia europaea* L.	гф	ЛГ
250	*Salsola collina* Pall.	м	С, З
251	*Leptopyrum fumarioides* (L.) Reichenb.	мк	С, З
252	*Ranunculus chinensis* Bunge	мг	ЛГ, Б
253	*R. sceleratus* L.	г	ПВ, Б
254	*Hypecoum erectum* (L.) Bernh.	к	С, З
255	*Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl	м	ЛГ, З
256	*Turritis glabra* L.	м	ЛГ, С
257	*Hesperis sibirica* L.	м	ЛГ
258	*Draba nemorosa* L.	м	ЛГ, З
259	*Lepidium densiflorum* Schrad.	м	ЛГ, З
260	*Camelina microcarpa* Andrz.	мк	ЛГ, З
261	*Dimorphostemon pectinatus* (DC.) Golubk.	к	З, ЛГ
262	*Potentilla supina* L.	м	ЛГ, З
263	*Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge	к	ЛГ, С
264	*Medicago lupulina* L.	м	ЛГ
265	*Melilotus suaveolens* Ledeb.	м	ЛГ, Л, З
266	*Geranium sibiricum* L.	м	ЛГ, З
267	*Carum buriaticum* Turcz.	мк	ЛГ, С
268	*C. carvi* L.	м	ЛГ, З
269	*Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.-Pol.	м	ЛГ, З
270	*Heracleum dissectum* Ledeb.	м	ЛГ, Л
271	*Androsace septentrionalis* L.	м	ЛГ, З
272	*Gentianella acuta* (Michx.) Hiit.	м	ЛГ
273	*Gentianopsis barbata* (Froel.) Ma	м	ЛГ
274	*Gentiana aquatica* L.	мг	ЛГ, Б
275	*Ophelia diluta* (Turcz.) Ledeb.	м	ЛГ
276	*Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort.	м	ЛГ, З
277	*Amethystea coerulea* L.	м	ЛГ, С
278	*Leonurus glaucescens* Bunge	м	ЛГ
279	*Euphrasia pectinata* Ten.	м	ЛГ, Б
280	*Odontites vulgaris* Moench	м	ЛГ, Л
281	*Rhinanthus serotinus* (Schoenh.) Oborny	м	ЛГ
282	*Pedicularis karoi* Freyn	мг	ЛГ, Б
283	*P. verticillata* L.	м	ЛГ
284	*Plantago depressa* Schlecht.	мк	ЛГ, С
285	*P. major* L.	м	ЛГ, Л
286	*Galium spurium* L.	м	ЛГ, Л
287	*Erigeron acris* L.	м	ЛГ
288	*Bidens radiata* Thuill.	г	Б, ПВ
289	*Artemisia palustris* L.	мк	С, З

№ п/п	Жизненная форма, вид	Экологическая группа	Приуроченность к типу растительности
290	*A. scoparia* Waldst. et Kit.	м	З, С
291	*A. sieversiana* Willd.	м	З, ЛГ
292	*Senecio congestus* (R. Br.) DC.	г	ЛГ, Б
293	*Crepis tectorum* L.	м	З, ЛГ

Примечание. Экологические группы: мк — мезоксерофит, к — ксерофит, м — мезофит, мг — мезогигрофит, г — гигрофит, пм — психромезофит, гф — галофит. Приуроченность видов к типу растительности: ЛГ — луговые, С — степные, Л — лесные, Б — болотные, ПВ — прибрежно-водные (берега рек, озер, ручьев), З — залежные.

гузинской котловины. Как отмечает А. А. Ниценко (1969), в настоящее время для больших территорий вообще трудно разработать универсальную экологическую шкалу; задача состоит в том, чтобы для каждого региона установить свои закономерности, способные служить справочным материалом. В результате проведенного

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства во флоре лугов Баргузинской котловины

№ п/п	Семейство	Число родов		Число видов	
		абсолютное	%	абсолютное	%
1	*Poaceae*	24	14.0	39	13.3
2	*Asteraceae*	22	12.9	33	11.3
3	*Cyperaceae*	7	4.1	31	10.6
4	*Fabaceae*	10	5.8	19	6.5
5	*Rosaceae*	9	5.3	17	5.8
6	*Ranunculaceae*	8	4.7	15	5.1
7	*Scrophulariaceae*	7	4.1	14	4.8
8	*Polygonaceae*	3	1.8	12	4.1
9	*Brassicaceae*	9	5.3	9	3.1
10	*Lamiaceae*	8	4.7	9	3.1

анализа выделено 7 экологических типов (табл. 3). Почти половина видов на лугах — типичные мезофиты, значительна (более 30%) доля гигрофильных видов, а роль видов ксерофильного ряда существенно ниже (22.3%). Наличие ксерофитов объясняется как влиянием степного окружения, так и недостаточным увлажнением некоторых суходольных лугов и распространением на пойменных местообитаниях различных микроповышений.

Из анализа флоры лугов по эколого-фитоценотическим группам следует, что из общего числа видов, зарегистрированных в составе лугов котловины, лесных — 5 (1.7%), лугово-лесных — 46 (15.7), луговых — 90 (30.7), лугово-степных — 59 (20.1), степных — 16 (5.5), болотных — 24 (8.2) и лугово-болотных 53 (18.1). Отсюда видно, что, хотя по количеству видов преобладают настоящие луговые растения, велика роль болотных и степных видов и несколько ниже — лесных.

ТАБЛИЦА 3

Экологический состав флоры лугов Баргузинской котловины

Экологический тип	Число видов	% от общего числа
Ксерофиты	17	5.9
Мезоксерофиты	48	16.4
Мезофиты	116	39.6
Мезогигрофиты	54	18.5
Гигрофиты	38	12.9
Психромезофиты	2	0.6
Галофиты	18	6.1

Все это свидетельствует о тесной связи лугов Баргузинской котловины с этими типами растительности.

Отражением исторического процесса формирования флоры является современное распространение слагающих ее видов. При географическом анализе луговой флоры источником для выделения типов ареалов послужили «Флора СССР» (1934—1964), «Флора Центральной Сибири» (1979), «Флора Сибири» (1987—1990), «Растения Центральной Азии» (1963—1989), «Растительный покров Алтая» А. В. Куминовой (1960), «Степная флора Байкальской Сибири» Г. А. Пешковой (1972).

Основная масса видов флоры лугов Баргузинской котловины распространена в пределах северного полушария и лишь 6 видов (2.1%) выходит за его пределы. В зависимости от современного распространения видов в пределах северного полушария во флоре лугов Баргузинской котловины выделяются 4 ареалогические группы (табл. 4).

1. Космополитическая группа. В нее включены распространенные

ТАБЛИЦА 4

Географический спектр луговой флоры Баргузинской котловины

№ п/п	Ареалогическая группа	Число видов	% от общего числа видов
1	Космополитическая	6	2.1
2	Голарктическая	78	26.6
3	Евразийская	96	32.8
4	Азиатская	113	38.5
	в том числе:		
	североазиатская	35	12.0
	центральноазиатская	19	6.4
	восточноазиатская	59	20.1

за пределами северного полушария: *Chenopodium album*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *Plantago major* и др.

2. Голарктическая группа. Сюда вошли виды, распространенные в северном полушарии, как в Евразии, так и в Северной Америке: *Equisetum palustre*, *Triglochin palustris*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa pratensis* и др.

3. Евразийская группа. Она включает в себя виды, распространенные в пределах Евразии: *Thalictrum simplex*, *Rumex thyrsiflorus*, *Calamagrostis neglecta*, *Pedicularis sceptrem-carolinum* и др.

4. Азиатская группа. Видовая структура данной ареалогической группы представляет значительный интерес для познания процесса формирования флоры лугов Баргузинской котловины, вследствие чего данную группу целесообразно разделить на следующие типы ареалов: а) североазиатский, объединяющий виды, широко распространенные в пределах Северной Азии и лишь иногда встречающиеся в более южных районах: *Hordeum brevisubulatum*, *Gentiana barbata*, *Agrostis divaricatissima*, *Carex karoi* и др.; б) центральноазиатский, объединяющий виды, распространенные в обширных пространствах Монголии, Маньчжурии, Южной Сибири, Алтая: *Poa subfastigiata*, *Carex coriophora*, *Potentilla bifurca*, *Artemisia palustris* и др.; в) восточноазиатский, включающий в себя виды, распространенные на территории Восточной Монголии, Восточной Сибири, Дальнего Востока, Кореи, Японии: *Populus suaveolens*, *Potentilla tergemina*, *Hypericum attenuatum*, *Pedicularis rubens* и др.

Основная масса видов имеет широкое распространение в пределах Голарктики и Евразии (табл. 4). Виды азиатского распространения составляют 38.5% всей флоры. Противоположная картина преобладания видов азиатского распространения над видами широкого распространения наблюдается в Западном Забайкалье (луга бассейна р. Уды). Здесь виды азиатской ареалогической группы составляют 55%

всей флоры (Ионычева, 1979). Очевидно, в силу своего географического положения флора лугов Баргузинской котловины в момент формирования находилась под бо́льшим влиянием видов широкого распространения, нежели флора лугов бассейна р. Уды. В целом же географический анализ показывает, что луговая флора Баргузинской котловины слагается из растений прилегающих ботанико-географических областей.

В заключение отметим, что гербарий собранных видов хранится в Сибирском научно-исследовательском институте кормов (СибНИИ кормов).

За помощь и проверку определения растений выражаю благодарность сотрудникам Центрального Сибирского ботанического сада Л. И. Малышеву, Г. А. Пешковой, И. М. Красноборову, Н. В. Фризену и Н. К. Ковтонюк.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дутина О. П., Ивельская В. И., Таран Л. В. Луговая растительность бассейна нижнего Баргузина // Матер. науч. конф. за 1969—1970 гг. (биология). Иркутск, 1970. Вып. 4. С. 70—71. — *Ионычева М. П.* Флора лугов бассейна реки Уды (Западное Забайкалье) // Кормовые угодья и леса Средней Сибири и Забайкалья. Иркутск, 1979. С. 32—46. — *Климова В. Ф.* Растительный покров Баргузинской котловины и его хозяйственная оценка // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.; Л., 1965. 21 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Малышев Л. И.* Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 17—40. — *Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002—1014. — *Павлова Г. Г.* Суходольные луга юга Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 214 с. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Пешкова Г. А.* Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1985. 144 с. — *Растения* Центральной Азии. Вып. 1—9. Л.: Наука, 1963—1989. — *Степанова К. Д.* Луга Камчатской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 234 с. — *Таран Л. В., Хмель В. П.* Основные типы кормовых угодий долины верхнего течения реки Баргузина // Эколого-биологические особенности и продуктивность лугопастбищных растений Забайкалья. Улан-Удэ, 1971. С. 44—45. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях в флорах земного шара // Вестн. ЛГУ. Биология. 1970. Вып. 3. С. 62—74. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: ЛГУ, 1974. 244 с. — *Флора* Сибири. Т. 1—5. Новосибирск: Наука, 1987—1990. — *Флора* СССР. Т. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964. — *Флора* Центральной Сибири. Т. 1, 2. Новосибирск: Наука, 1979. 1048 с. — *Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1978. 300 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: ЛГУ, 1941. 510 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. Л.: Сов. наука, 1950. 375 с.

Сибирский
научно-исследовательский институт кормов
Новосибирск

Получено 19 III 1991

УДК 581.552 (571.121)

О. В. Хитун

АНАЛИЗ ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ДВУХ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР НА ТАЗОВСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ (СЕВЕР ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

O. V. KHITUN. THE ECOTOPOLOGICAL STRUCTURE ANALYSIS OF TWO LOCAL FLORAS OF THE TAZOVSKY PENINSULA (THE NORTH OF THE WESTERN SIBERIA)

Выделенные ранее в 2 локальных флорах Тазовского п-ова 26 типов экотопов на основании анализа флористического сходства сгруппированы в 13 классов. Обе локальные флоры распадаются на 2 блока экотопов — с кустарничково-осоково-моховой растительностью и с кустарниками. В 1-м

преобладает гипоарктическая фракция, а 2-й является проводником бореального элемента, играющего важную роль в обеих локальных флорах в целом. Сходство парциальных флор однотипных экотопов в 2 локальных флорах очень велико. Зональное положение флор как южного варианта южных гипоарктических тундр определяется спектрами интразональных экотопов, флористически наиболее богатых и наиболее благоприятных по условиям обитания.

В настоящее время появилась настоятельная необходимость изучения внутриландшафтной структуры флоры, что важно для выяснения структуры биологического разнообразия, закономерностей развития флор и для решения природоохранных задач. Разработкой методики подобных исследований занимались А. В. Галанин (1973), Б. А. Юрцев (1982), Л. В. Марина (1987), они работали в основном в гористых районах; в условиях же низменностей, таких как север Западной Сибири, изучение флоры на внутриландшафтном уровне до последнего времени не проводилось. Первая попытка охарактеризовать набор экотопов и выявить экотопологическую структуру в одной локальной флоре на Тазовском п-ове была предпринята Е. А. Карпухиной (1988, 1989). Однако, как показали дальнейшие исследования (Ребристая и др., 1989), изученная ею флора оказалась не полно выявленной и недостаточно репрезентативной для данного региона.

Наши исследования проводились в 2 пунктах на Тазовском п-ове — на побережье Обской губы, близ устья р. Лайяха (*Л*), и в восточной части полуострова, в низовьях р. Пойловаяха (*П*). Подробная характеристика района работ и флоры в целом опубликована (Ребристая и др., 1989).

В 2 локальных флорах (ЛФ) было выделено 26 типов экотопов: 20 общих и по 3 специфических для каждого пункта. При отнесении экотопов к одному типу основное внимание уделялось сходству положения в рельефе, состава почвообразующих пород и растительности. Выделенные типы экотопов подробно охарактеризованы мною ранее (Хитун, 1989), здесь я лишь перечислю их. Типы обозначены арабскими цифрами, а специфические, присущие только одной из ЛФ, снабжены ее буквенным индексом. В дальнейшем для краткости будем оперировать цифровыми обозначениями типов.

Типы экотопов: *1* — вершины водораздельных увалов с ерниково-кустарничково-осоково (*Carex arctisibirica*)-мохово-лишайниковыми тундрами; *2* — плоские пониженные участки в долинах рек с ерниково-морошково-моховыми тундрами; *3* — шлейфы увалов с ерниково-кустарничково-осоково-моховыми (иногда сфагновыми) тундрами; *4* — плоские торфянистые бугры полигональных тундрово-болотных комплексов с ерниково-багульниково-пушицевыми (*Eriophorum vaginatum*) или ерниково-морошково-моховыми тундрами; *5* — плоские повышенные участки в долине с ерниково-кустарничково-лишайниковыми тундрами; *6* — перегибы склонов, взлобки увалов с пятнистыми злаково-кустарничково-лишайниковыми тундрами; *7* — дренированные песчаные речные террасы с разнотравно-кустарничковыми и ивняково-разнотравными ассоциациями; *8* — высокие крутые, хорошо прогреваемые разнотравно-злаковые склоны-яры; *9*^{П} — крутые осыпающиеся песчаные обрывы берега р. Пойловаяха, зарастающие преимущественно злаками; *10* — песчаные раздувы, дюны на речных террасах, пляжи с разреженной травянистой растительностью; *11* — короткие крутые, хорошо прогреваемые склоны с разнотравно-кустарничковыми сообществами; *12* — выпуклые склоны коренных берегов рек с ольховниками; *13* — ложбинки стока по склонам коренных берегов с сырыми хвощево-моховыми ивняками; *14* — верховья лощинных цирков, пологие склоны лощин с разнотравно-моховыми (часто хилокомиевыми) ивняками; *15* — нивальные экотопы (подножия склонов и вогнутые участки на склонах) с мезофитной разнотравно-злаковой или ивково-разнотравно-моховой растительностью; *16* — суглинистые оползни, зарастающие в основном злаками; *17* — ольховники на речных террасах; *18* — осоково-пушицевые (*Eriophorum polystachion*) мочажины плоско-бугристых тундрово-бо-

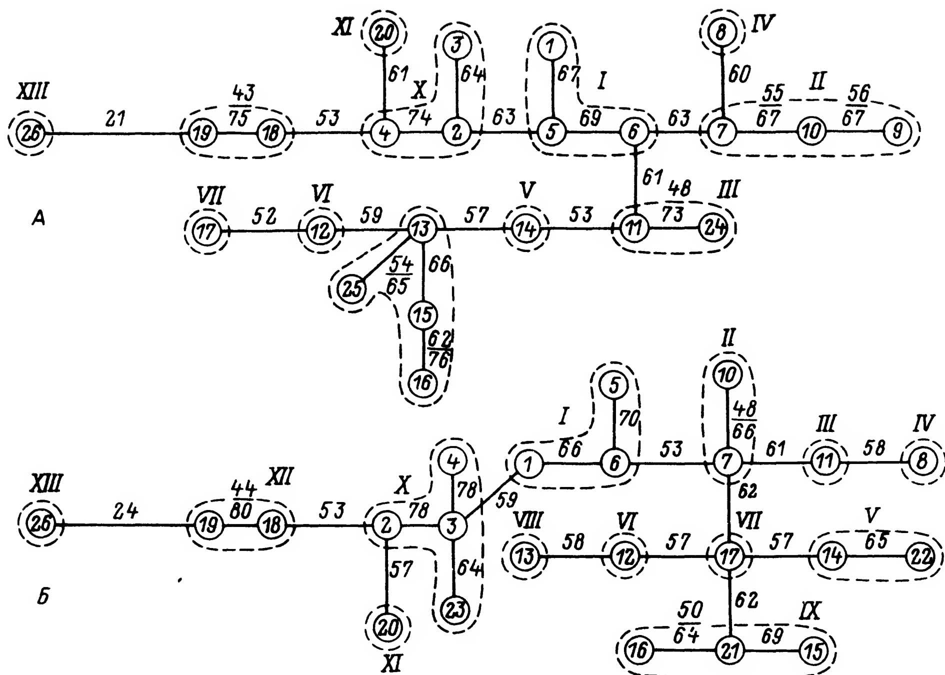


Рис. 1. Оптимальные дендриты сходства парциальных флор типов экотопов в 2 локальных флорах: *А* — в ЛФ «Пойловаяха» (*П*); *Б* — в ЛФ «Лайяха» (Л).

Арабские цифры в кружках — порядковые номера типов экотопов (перечислены в тексте); арабские цифры над соединительными линиями — коэффициенты сходства Съеренсена—Чекановского, %, в случаях дроби — они в числителе, а в знаменателе — мера сходства Симпсона. Штриховой линией и римскими цифрами обозначены выделившиеся классы ПФ типов экотопов: *I* — сухие ерниково-кустарничково-осоково-мохово-лишайниковые тундры на вершинах увалов и выпуклых частях долины; *II* — кустарничково-разнотравные ассоциации на речных террасах, пляжах, обрывах; *III* — разнотравно-кустарничковые ассоциации на теплых склонах; *IV* — кустарничково-разнотравно-злаковые склоны-яры; *V* — низкие разнотравно-осоково-моховые ивняки на пологих склонах долины; *VI* — ольховники разнотравно-хвощевые на склонах; *VII* — ольховники разреженные на речных террасах; *VIII* — разнотравные ивняки (и мезофитные разнотравно-мелкомоховые группировки в *П*) на вогнутых участках склонов; *IX* (только в *Л*) — нивальные луговины и разнотравно-злаковые группировки на оползнях; *X* — сырые ерниково-кустарничково-осоково-моховые тундры на плоских участках в долине; *XI* — верховые болота; *XII* — низинные болота и мочажины; *XIII* — водная и прибрежная растительность.

лотных комплексов; *19* — травяно-осоковые (*Carex concolor, C. rotundata, C. rariflora*) низинные болота в долинах рек; *20* — кустарничково-сфагновые верховые болота в долинах; *21*^{Л} — заросшие травяно-моховыми сообществами оползневые цирки в нижних частях склонов коренного берега реки; *22*^{Л} — выпуклые участки шлейфов склонов с разнотравно-ивково-ерниково-моховыми сообществами; *23*^{Л} — выпуклые незакустаренные участки в средней и верхней частях склонов коренного берега реки с ерниково-багульниково-осоково (*Carex arctisibirica, C. globularis*)-моховыми группировками; *24*^{П} — песчаные береговые склоны мелких речек с глубоким врезом, несущие разнотравные прирусловые группировки; *25*^{П} — торфяные бугры (остатки гидролакколитов) в долине с разнотравно-моховой растительностью; *26* — водоемы и наилки.

Были проанализированы значения меры сходства (мера Съеренсена—Чекановского) между парциальными флорами (ПФ) всех типов экотопов внутри каждой ЛФ и максимальные значения меры включения (мера сходства Симпсона). Уровень сходства ПФ разных типов экотопов в пределах каждой ЛФ в среднем не высок (30—40%), что свидетельствует о достаточном экологическом и флористическом своеобразии экотопов, несмотря на общее однообразие условий равнинной тундры. Здесь даже незначительное изменение нанорельефа вызывает

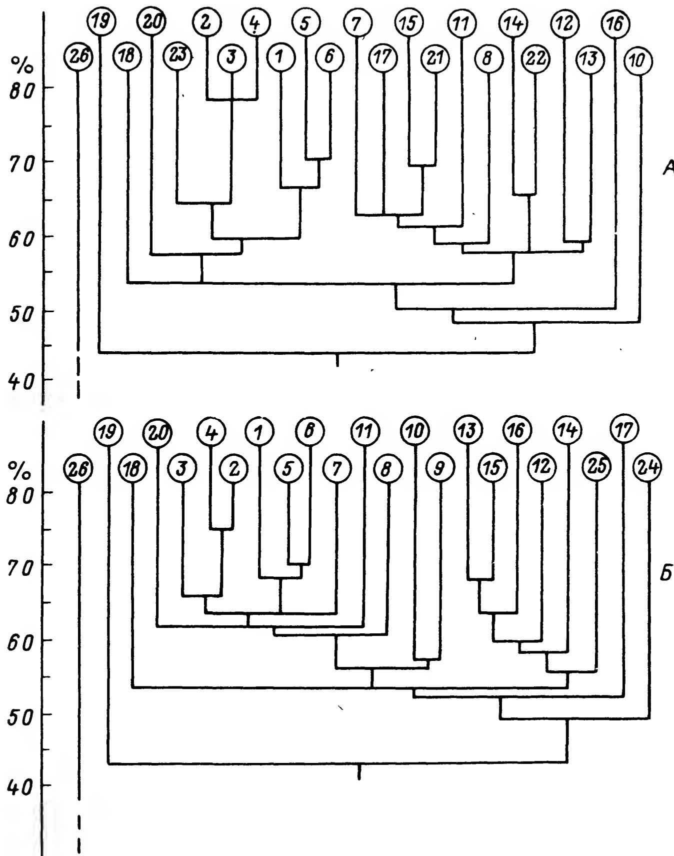


Рис. 2. Дендрограммы сходств по видовому составу ПФ типов экотопов: *А* — в ЛФ «Лайяха» (*Л*); *Б* — в ЛФ «Пойловаяха» (*П*).

Арабские цифры в кружках — номера типов экотопов (перечислены в тексте). На оси ординат — коэффициент сходства Съеренсена—Чекановского, %.

изменения условий прогревания и глубины протаивания мерзлоты, накопления снега и условий увлажнения, защищенности от ветра и др., что сказывается на наборе видов растений.

С учетом максимальных коэффициентов Съеренсена—Чекановского составлены дендрограммы и оптимальные дендриты сходства ПФ типов экотопов для обеих ЛФ (рис. 1, 2). На дендрограммах видно, что все ПФ (за исключением резко обособленной водной ПФ) составляют единый блок на уровне сходства 43—44%, но одновременно распадаются на несколько более тесно связанных групп (с уровнем связи 64—65% и более), объединяющих ПФ типов экотопов, физиономически и флористически близких. Учет меры Симпсона показывает еще более тесную связь в этих группах (70% и более) и во флорах в целом за счет значительного включения ПФ бедных видами экотопов в богатые, однако при этом не отражено негативное своеобразие ПФ первых. В ряде случаев я пользовалась мерой Симпсона, чтобы аргументировать объединение в одну группу ПФ типов экотопов, значение меры сходства Съеренсена—Чекановского которых невелико, так как их ПФ резко разновелики, хотя близки физиономически участки, сходны почвы и степень прогревания. Например, тип *24* (прирусловые разнотравные группировки) — редко встречающийся экотоп, на нем отмечено немного видов, но в значительном обилии; по условиям эти крутые песчаные берега мелких речек очень близки к южным коротким склонам увалов, и мера

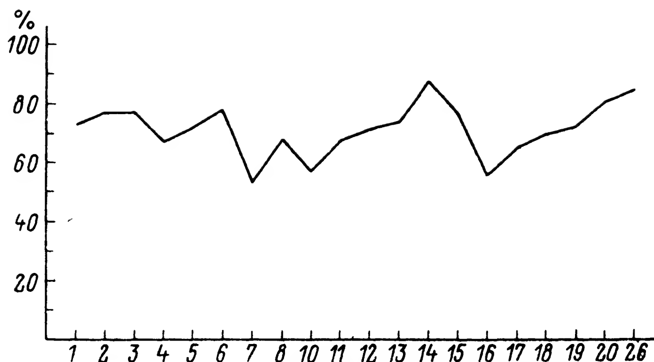


Рис. 3. Попарное сходство парциальных флор однотипных экотопов в двух локальных флорах.
На оси абсцисс — номера типов экотопов (см. в тексте); на оси ординат — коэффициент сходства Съеренсена—Чекановского, %.

включения их в последние 72%, а вот коэффициент Съеренсена—Чекановского невелик — 48%, так как ПФ типа *24* почти вдвое беднее ПФ типа *11* (возможно, из-за редкости этого экотопа).

Наиболее высокий уровень сходства выявлен у экотопов с растительностью зонального типа (*1, 5, 6* — довольно сухие ерниково-кустарничково-осоково-мохово-лишайниковые тундры, *2, 3, 4, 23* — более сырые ерниково-кустарничково-осоково-моховые тундры), у экотопов, представляющих собой звенья сукцессии зарастания коренного берега реки — от свежих оползней к более мезофитным разнотравным нивальным группировкам на вогнутых участках коренного берега и разнотравным ивнякам на аналогичных участках (*13, 15, 16* в *П*), а с учетом мер включения Симпсона — и между типами *7* и *10, 11* и *24* в *П*, *18* и *19* в *Л*.

Склоны-яры (*8*) физиономически и флористически резко отличаются от других экотопов, растительность на них носит луговой характер, в их ПФ много специфических видов, в числе которых преобладают арктические и аркто-альпийские (см. далее). Низкие разнотравно-моховые ивняки на пологих склонах (*14*) при кажущемся физиономическом сходстве с экотопами тундровой растительности оказались далекими от них по флористическому составу и соотношению географических элементов в ПФ. В них присутствует ряд видов, не свойственных ерниково-ивняково-осоково-моховым тундрам (*Trollius asiaticus, Geranium albiflorum, Salix polaris*). В *Л* флористически близким к ним оказался тип *22* (выпуклые участки шлейфов склонов). 2 типа экотопов с ольховником, густым на склонах (*12*) и разреженным на речных террасах (*17*), различаются как физиономически, так и по флористическому составу травяно-кустарничкового яруса.

Выделенные на дендрите группы наиболее сходных ПФ экотопов я называю классами парциальных флор типов экотопов (на рис. 1 обозначены римскими цифрами). Мои классы ПФ соответствуют ПФ классов экотопов в понимании Б. А. Юрцева (1982), устанавливаемых на основании флористического сходства типов экотопов в пределах одной ЛФ. Выделенные классы очень близки в 2 ЛФ, хотя имеется и некоторая перегруппировка. На дендрограммах (рис. 2) выявляется 2 крупных блока классов, связанных с разным характером растительности: левая часть дендрограмм — блок классов с кустарничково-травяно-моховой растительностью, правая часть — блок классов с кустарниками. Типы *7, 8, 11* занимают промежуточное положение, тяготея в *Л* к кустарниковому блоку, а в *П* — к тундровому. Причины этого, возможно, случайные, поскольку уровни связи — величины, близкие и в пределах класса, и между классами. Анализ мер

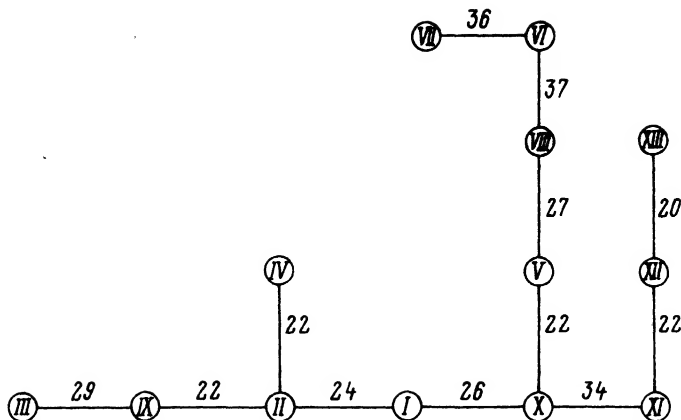


Рис. 4. Оптимальный дендрит сходства флороценотических комплексов классов экотопов в локальной флоре «Лайяха».

Римские цифры — номера классов экотопов (см. рис. 1), арабские цифры — коэффициенты сходства Съеренсена—Чекановского, %.

включения показывает тяготение этих типов все-таки к тундровому блоку, к классу *I*. На это разделение накладывается распределение типов экотопов по приуроченности к условиям увлажнения: классы *X, XI, XII, XIII* тяготеют к избыточному увлажнению, а остальные классы тундрового блока и весь кустарниковый блок — к умеренному увлажнению.

Большое сходство структуры 2 ЛФ связано с очень большим сходством видового состава (в среднем более 70%) ПФ однотипных экотопов (рис. 3); оно выше, чем между ПФ разных экотопов в пределах одной ЛФ, и свидетельствует о достаточной стабильности ПФ экотопов в пределах подзоны. Наиболее различаются (сходство менее 60%) ПФ речных террас (*7*), что связано, возможно, с большей древностью террасы в *Л* и более мезофильным характером растительности (в *Л* тип *7* близок к типам *17, 15, 21,* также мезофитным), и ПФ 2 наиболее динамичных типов экотопов — песчаных дюн (*10*) и оползней (*16*). Самое высокое сходство у очень специфических водных экотопов типа *26* (85%) и у экотопов типа *14* — довольно бедных низких ивняков на пологих склонах (88%).

При достаточной обособленности типов экотопов и их ПФ структура отношений сходства весьма континуальна, отсюда и некоторая перегруппировка ПФ сходных местоположений в разных пунктах. Это обусловлено наряду со слабой расчлененностью рельефа большой ролью активных видов (освоивших более 10 типов экотопов) (Хитун, 1991) в сложении ПФ типов экотопов. Составляя 13.5 в *Л* и 15.7% в *П*, они образуют от 1/4 до 2/3 ПФ экотопов. Набор активных видов в обеих ЛФ совершенно одинаков: *Equisetum arvense* subsp. *boreale, Calamagrostis neglecta, C. lapponica, Poa alpigena, Festuca ovina, Carex arctisibirica, C. concolor, Luzula multiflora, Salix glauca, S. lanata, S. pulchra, Betula nana, Polygonum viviparum, Stellaria peduncularis, Cerastium jenisejense, Ranunculus borealis, Rubus arcticus* и др.

Надо отметить, что континуальность структуры увеличивается благодаря тому, что при подсчете общего сходства видового состава не учитывался различный «вес» каждого вида в сравниваемых ПФ. Сравнение состава флороценотических комплексов (ФЦК), т. е. видов, наиболее характерных для того или иного класса экотопов (Хитун, 1989), выявляет на оптимальном дендрите связи на уровне всего лишь 20—40% (рис. 4). Сходство в наборе гемиэвритопных (активных) видов менее весомо, чем в наборе гемистенотопных и стенотопных (малоактивных и неактивных) видов. Больше всего стенотопных и гемистенотопных видов отмечено на склонах-ярах (тип *8* — 30 видов в *П* и 42 в *Л*), в ложбинных

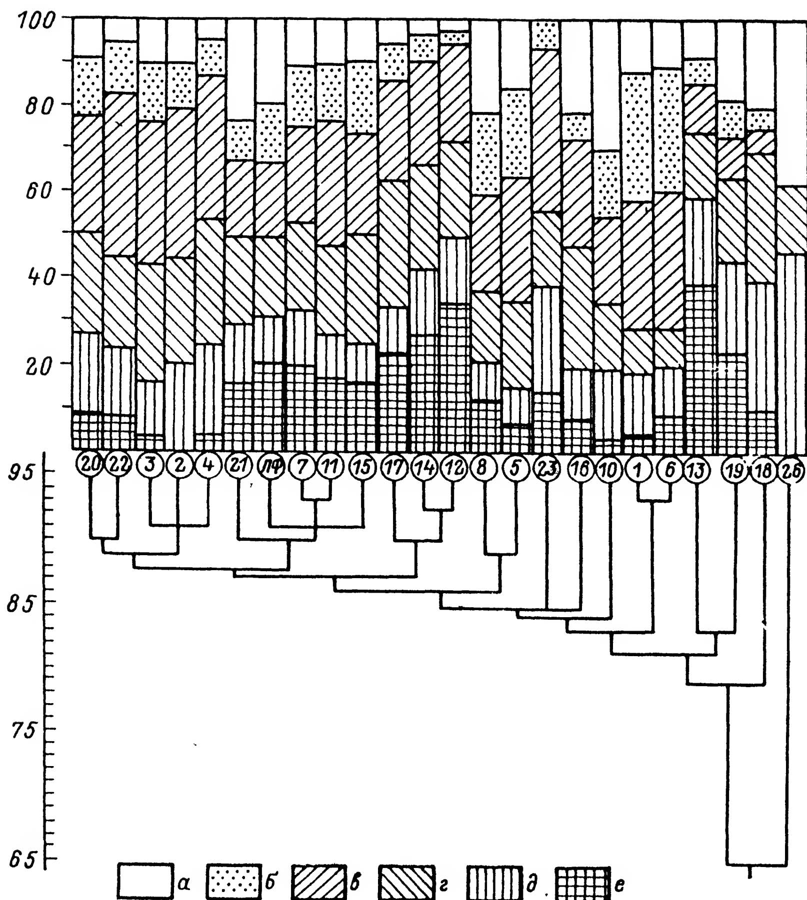


Рис. 5. Дендрограмма сходства парциальных флор типов экотопов в ЛФ «Лайяха» по составу широтных географических элементов, совмещенная с диаграммой.

Арабские цифры в кружках — номера типов экотопов; широтные географические группы видов: *а* — арктические виды, *б* — арктоальпийские, *в* — гипоарктоальпийские, *г* — гипоарктические, *д* — арктобореальные, *е* — бореальные. На оси ординат: в диаграмме — доля групп видов в ПФ, %; в дендрограмме — коэффициент сходства Съеренсена—Чекановского, %.

ивняках (тип *13* — по 32 вида в *П* и в *Л*), на коротких склонах увалов (тип *11* — 13 видов в *П* и 33 в *Л*), в низинных болотах (тип *19* — 22 вида в *П* и 37 в *Л*). Среди стенотопных видов в изученных ЛФ преобладают бореальные, находящиеся на северном пределе своего распространения: *Rubus humilifolius, Vicia cracca, V. sepium, Rosa acicularis, Lactuca sibirica* и др. Несколько меньше арктических, находящихся на южном пределе своего распространения: *Minuartia rubella, Cerastium maximum, Honckenya peploides, Eremogone polaris, Harrimanella hypnoides.* Менее всего редких видов найдено в экотопах с растительностью зонального типа. При флористическом анализе экотопов (Хитун, 1989, 1991) были определены широта экологической амплитуды всех видов и их поведение в разных экотопах (обилие, константность).

Кроме видового состава, анализировалась и географическая структура ПФ типов экотопов. Использовалась система элементов, предложенная для Западно-Сибирской Арктики О. В. Ребристой (Ребристая и др., 1989). Из долготных элементов в обеих ЛФ в целом абсолютно преобладают циркумполярные виды, они также абсолютно преобладают (до 70%) в ПФ типов экотопов *I*

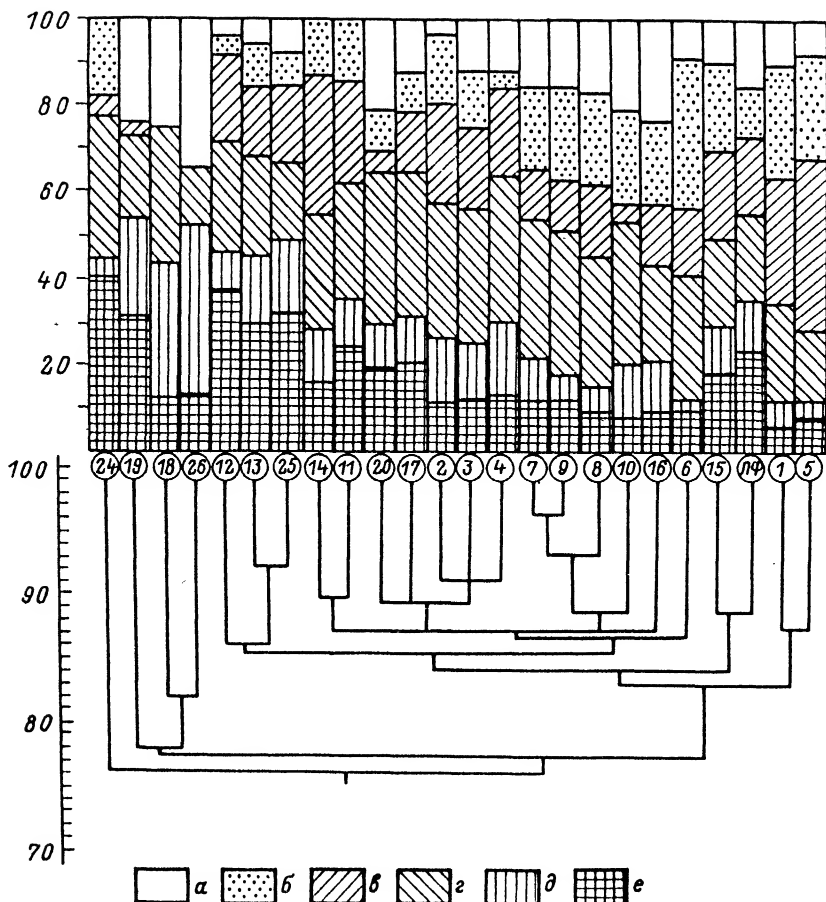


Рис. 6. Дендрограмма сходства парциальных флор типов экотопов в ЛФ «Пойловаяха» по составу широтных географических элементов, совмещенная с диаграммой.

Условные обозначения те же, что и на рис. 5.

и X классов, т. е. на плакорах и в ерниково-осоково-моховых тундрах в долине, а также во всех типах болот и в водоемах. Евразиатские виды наряду с циркумполярными играют значительную роль в классах кустарникового блока (по 35—40%). Значение европейских видов несколько увеличивается на оползнях, но в целом очень мало (около 10%). Сибирских видов также немного, они наиболее полно представлены (около 20%) на вершинах увалов, оползнях, ярах.

Широтная географическая структура ПФ типов экотопов представлена на диаграммах, совмещенных с дендрограммами (рис. 5, 6). Для более точного сравнения мы использовали меру сходства Съеренсена—Чекановского, модифицированную для весовых множеств Б. И. Семкиным (1973), которая в слўчае процентных спектров вычисляется как сумма минимальных весов (%) соответствующих географических групп в сравниваемых ПФ. Уровень сходства ПФ по географической структуре значительно выше (65) 83—93 (97), чем по видовому составу; также велик он и между двумя ЛФ в целом (93.4%).

Широтная географическая структура у типов одного класса обычно схожа, но иногда схожее соотношение элементов наблюдается в совершенно далеких по видовому составу ПФ [например, на речных террасах (*17*) и в верховых болотах (*20*) в *П*, на склонах-ярах (*8*) и в ерниково-кустарничково-лишайниковых

тундрах в долине (*5*) в *Л*]. Гипоарктическая фракция играет значительную роль во всех типах экотопов и в обеих ЛФ в целом: в *Л* — 35.7 (76) и в *П* — 34.5% (66 видов). Наибольшее участие они принимают в сложении ПФ типов экотопов с зональной растительностью (классы *I* и *X*). Существенную роль в ЛФ играет также бореальная фракция [в *П* она хоть и незначительно (на 1%), но превышает гипоарктическую]. Это свидетельствует о принадлежности флор к южному варианту южных гипоарктических тундр. Особенно велико значение бореальных видов в блоке классов с кустарниковой растительностью, причем абсолютно преобладают бореальные виды, роль арктобореальных значительно меньше. Проводником бореального элемента в локальных флорах являются ольховники (*12*), ивняки (*13, 14*), короткие склоны (*11*), прирусловые валы (*24*), низинные болота (*19*); в *Л* относительно богаты бореальными видами также речные террасы (*7*) и разреженные ольховники на них (*17*), а в *П* — бугры по краю болота (*25*). Арктобореальные виды абсолютно преобладают только в водных экотопах (*26*) и в мочажинах (*18*). Многие бореальные и арктобореальные виды являются доминантами и содоминантами в освоенных ими экотопах: *Calamagrostis langsdorffii, Rubus arcticus, Trisetum sibiricum* — в ольховниках; *Veronica longifolia, Trollius asiaticus* — в ивняках и нивальных экотопах; *Caltha palustris, Epilobium palustre* — в низинных болотах.

Арктическая фракция играет меньшую роль и в ЛФ в целом, и в ПФ конкретных типов экотопов. Проводником арктоальпийских видов являются экотопы *I* класса, особенно взлобки увалов (*6*), в этих же типах в гипоарктической фракции преобладают гипоарктоальпийские виды. Арктических видов относительно много (20—30%) в мочажинах (*18*), на развеваемых песках (*10*) и на свежих оползнях (*16*), а особенно в водоемах. Абсолютное количество арктических видов максимально на склонах-ярах (*8*). Арктические виды часто приурочены к нарушенным участкам, где ослаблена конкуренция, в других экотопах их вытесняют более активные бореальные виды (например, в классе *III*). Важным лимитирующим фактором для арктических видов, по-видимому, является очень высокая кислотность почв (в зональных экотопах pH около 4.5). Среди активных видов арктический элемент практически отсутствует (только *Carex concolor*), преобладают гипоарктические и гипоарктоальпийские виды.

В некоторых типах, объединенных мною в один класс, географическая структура различна. Объединенные в один класс (*III*) ПФ типов *7, 9, 10* в *П* имеют сходное соотношение географических элементов, а в *Л* соотношение бореальных и арктических видов резко изменяется: за счет выпадения ряда бореальных видов увеличивается доля арктических, хотя прибавки новых арктических видов на дюнах (*10*) нет. Представляет интерес упоминавшийся выше сукцессионный ряд зарастания вогнутых участков коренного берега р. Пойловаяха (*13, 15, 16*): при сохранении соотношения прочих географических элементов изменяется количество бореальных и арктических видов — от абсолютного преобладания арктических видов на участках свежей эрозии (*16*) до преобладания бореальных видов в ивняках (*13*).

Большую роль в сложении ландшафта на Тазовском п-ове играют интразональные экотопы, флористически наиболее богатые (Хитун, 1989) и являющиеся проводником бореального элемента. По соотношению широтных географических элементов наиболее близкими к спектру локальных флор оказались ПФ типов *15, 21* и $7^{Л}$. Это — нивальные экотопы с мезофитной травянистой растительностью [речные террасы (*7*) в *Л* также с мезофитной травянистой растительностью], одни из наиболее богатых (69 видов в типе $15^{Л}$, 61 — в $15^{П}$, 56 — в *21* и 56 в $7^{Л}$), достаточно репрезентативные для каждой из ЛФ.

Надо отметить, что спектры ПФ типов экотопов с зональной растительностью (классы *I* и *X*) характерны для более северных флор [например, такие же соотношения характерны для ЛФ «Одиндомусюр», находящейся на северной границе подзоны южных гипоарктических тундр в Большеземельской тундре

(Ребристая, 1977)]. Зональное положение флор как южных гипоарктических тундр (и более того, их южного варианта) обусловлено спектрами интразональных экотопов с более благоприятными условиями обитания, важную роль в которых играет бореальная фракция видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галанин А. В. Эколого-ценотические элементы конкретной флоры (их выделение и анализ) // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1608—1618. — *Карпухина Е. А.* Флора средней части бассейна реки Нюдя-Адлюр-Епоко (северо-запад Тазовского полуострова) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1559—1566. — *Карпухина Е. А.* Экотопологическая структура флоры средней части бассейна реки Нюдя-Адлюр-Епоко (северо-запад Тазовского полуострова) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 387—395. — *Марина. Л. В.* Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологической структуры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Матер. II рабоч. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983). Л.: Наука, 1987. С. 107—117. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В.* Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35. — *Семкин Б. И.* О теоретико-множественных методах изучения растительных сообществ // Тез. докл. V делегат. съезда ВБО. Киев, 1973. С. 210—211. — *Хитун О. В.* Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476. — *Хитун О. В.* Анализ парциальных флор экотопов в двух локальных флорах на Тазовском полуострове // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. III рабоч. совещ. по сравнительной флористике (Кунгур, 1987). Л.: Наука, 1991. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 21 V 1991

УДК 581.553 (571.5)

С. А. Частухина

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ МИКРОГРУППИРОВКИ В НЕСВЯЗНОМ РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ГОРНЫХ ТУНДР ПЛАТО ПУТОРАНА

S. A. CHASTUKHINA. COENOTICAL MICROAGGREGATIONS IN SPARSED PLANT COVER OF MOUNTAIN TUNDRAS OF THE PUTORANA PLATEAU

Показана роль ценотических факторов в определении структуры несвязного растительного покрова заполярных горных тундр плато Путорана.

В современной геоботанической литературе, посвященной растительности Крайнего Севера, часто недооценивается роль ценотических факторов в определении ее структур, отмечается слабость эдификаторов. При этом не учитывается то, что для оценки эдификаторной роли растений на Севере необходимы другие мерки, чем в средней полосе. Здесь (в тундрах, полярных пустынях), по общему признанию, происходит «миниатюризация» жизни, но проявляется это в уменьшении не только размеров растений, редукции ярусности, но и масштабности ценотических процессов, происходящих в растительности. Мельче растения — меньше размер их фитогенных полей — мала та площадь, на которой они существенно преобразуют среду, часто относительно мала и степень этого преобразования. Однако здесь и иной масштаб чувствительности растений к факторам среды, для них решающее значение могут иметь малейшие градации фитоце-

нотических и экологических микроусловий, например расположение на той или иной части кочки пушицы (Кононова, 1978), склоне нанобугорка той или иной экспозиции (Александрова, 1960). Поэтому даже незначительное (по меркам фитоценологов, работающих, например, в лесах или на лугах) изменение среды растением может обусловить его эдификаторную роль. Долголетие, характерное для северных растений (Тихомиров, 1963), ведет к проявлению кумулятивного эффекта средообразующего действия этих растений, а также способствует проявлению ими эдификаторных свойств. Незначительными размерами растений-эдификаторов и их фитогенных полей определяются и сравнительно малые площади, на которых могут формироваться ценотические микрогруппировки. В связи с несомкнутостью фитогенных полей растений-эдификаторов здесь формируются лишь обособленные фрагменты фитоценозов.

В качестве конкретного примера достаточно «крупномасштабного» для фитоценологических целей исследования приведем материалы, полученные нами при изучении растительности заполярной горной тундры на плато Путорана (на севере Среднесибирского плоскогорья). Горные тундры существуют в районе исследований (окрестности озер Лама и Капчук) на высоте 950—1000 м над ур. м. в экстремальных природных условиях: при маломощном снежном покрове и больших морозах зимой, очень коротком вегетационном периоде, сильных ветрах, нестабильных грунтах, малоразвитых почвах. Эти факторы определяют широкое распространение здесь участков с несвязным растительным покровом — открытых группировок и куртинных тундр. В наиболее суровых условиях (на сухих подвижных поверхностях и на сыром субстрате при позднем сходе снега) существуют разнотравные агрегации. При смягчении условий существования в составе 1-й группы разнотравных агрегаций (на сухих подвижных поверхностях) появляется дриада *Dryas octopetala*, с ее появлением в составе и соотношении обилия видов начинают проявляться ценотические факторы. Формируются куртины-микрогруппировки, именно микрогруппировки, а не куртины дриады. Они самостоятельны и проходят закономерный путь развития, обусловленный ценотически. Состав и строение микрогруппировок-куртин в пределах конкретного участка определяются в первую очередь онтобиоморфой[1] дриады, поскольку со сменой онтобиоморф растения изменяется и набор функциональных зон его фитогенного поля (Самойлов, 1986). Сохраняя в общем разделение Ю. И. Самойловым фитогенного поля (ФП) на функциональные зоны, для дриады мы выделяем следующие ценотически значимые зоны.

I. Зона разрастания. Периферийные, самые молодые рыхлые участки шпалеры. Здесь не выражены ни конкурентные, ни средообразующие свойства дриады. Эта зона очень подвижна, так как шпалера постоянно нарастает по периферии.

II. Зона концентрации биомассы. Концентрация биомассы обусловливает максимальный эффект конкурентного исключения для других цветковых растений, максимальное средообразующее действие. Вместе с тем для мхов и кустистых лишайников создаются благоприятные условия по трещинам в подушковидной шпалере. Проявляется кумулятивный эффект средообразующего действия (накопление органики, мелкозема, почвенного слоя, изменение в связи с этим ряда экологических режимов).

III. Зона деградации. Конкурентные свойства ослаблены в отношении всех растений. Хотя средообразующее действие оставшихся живых органов дриады мало́, сохраняется еще слой органики — мелкоземно-почвенный слой.

IV. Зона деструкции. Кумулятивный эффект средообразующего действия сокращается (за счет выдувания ветром органики — мелкоземно-почвенного слоя).

---

[1] Онтобиоморфы — биоморфы растения на разных стадиях его онтогенеза (Мазуренко, 1986).

V. Зона остаточного эффекта средообразующего действия дриады. Здесь не существует уже ни живых растений, ни растительных остатков, но остается еще мелкоземно-почвенный слой.

Отметим важное отличие свойств функциональных зон ФП эдификаторов исследованной нами растительности от общей характеристики функциональных зон ФП, данной Самойловым (1986). Здесь в экстремальных условиях снижается в целом значение потребления ресурсов, а в зоне трансформации ресурсов и условий потребления снижается значение обогащения эдафотопа питательными веществами за счет разложения опада. Большее значение приобретает трансформация ресурсов, которая выражается в защитном воздействии эдификатора на подчиненные растения (затенение, защита от механического и иссушающего влияния ветра и, как следствие, повышение влажности субстрата и воздуха, смягчение температурного режима, защита от непосредственного воздействия динамических процессов в грунте и др.). По нашим наблюдениям, под шпалерой часто существуют моховые группировки, определяющим фактором существования которых является не обогащенный эдафотоп (слой почвенных частиц на щебне), а прикрытие сверху. На открытых участках с почвенным слоем (IV и V зоны ФП дриады в куртине, а также вне куртин) большинство видов мхов отсутствует или находится в угнетенном состоянии.

Для каждой зоны существуют характерные (но не всегда обязательные) группировки. Так, для I зоны типично отсутствие других растений (иногда возможно поселение единичных *Cetraria islandica, Dicranum spadiceum*). На II и все последующие зоны ФП дриады обычно накладываются ФП других растений, поэтому состав, строение и развитие группировок определяются уже не только дриадой, а в III и IV зонах влияние ФП других растений даже преобладает. Для II зоны характерно формирование дриадовых фрагментов фитоценозов — сначала лишайниково-дриадовых, затем лишайниково-моходриадовых, мохово-дриадовых, осоково-мохово-лишайниково-дриадовых и др. Характерны кустистые лишайники, в основном *Cetraria islandica*, а также *Cladina arbuscula, Cetraria cucullata, C. nivalis, C. delusei.* Среди мхов наиболее обычны *Dicranum spadiceum, Racomitrium lanuginosum, Rhytidium rugosum, Hypnum cupressiforme, Ditrichum flexicaule.* При динамическом переходе в III зону ФП происходит дальнейшее развитие этих группировок: формируются группировки из мхов, лишайников разных жизненных форм, разнотравья, осок при малом участии дриады или без нее. Эти группировки могут быть очень неоднородными по размерам, видовому составу, строению и пр. В их развитии может проявляться самостоятельность. Описано, например, самостоятельное закономерное развитие новосиеверсиевых фрагментов фитоценозов, существующих в куртине (Частухина, 1984а). В IV зоне происходит деградация этих микрогруппировок (за исключением чешуйчатых и накипных лишайников *Cladonia coccifera, Caloplaca jungermanniae, C. tiroliensis, Ochrolechia frigida, O. geminipara, Pannaria pezizoides* и др.).

Изменения в составе крупных групп жизненных форм при переходе одной зоны в другую (шпалерный кустарничек → шпалерный кустарничек + кустистые лишайники + мхи → мхи + разнообразные лишайники + травянистые растения → → чешуйчатые и накипные лишайники) определяются ценотически, а конкретные представители этих жизненных форм — еще и экологически. Так, на щебнистых обдуваемых участках возрастает встречаемость в куртинах мха *Rhytidium rugosum*; из травянистых растений — стержнекорневых *Novosieversia glacialis, Silene tenuis, Minuartia arctica,* также *Poa arctica*; для пологих мелкоземистых участков характерны куртины, где травянистые растения представлены видами с поверхностной корневой системой — *Carex ericetorum* subsp. *melanocarpa, Lloydia serotina, Tofieldia coccinea* и др.; на плоских с западинами участках повышена встречаемость в куртинах мха *Racomitrium lanuginosum* и существует наибольшее число видов печеночников.

Для группировок, формирующихся в III и отчасти во II зонах, характерна довольно плотная «упаковка» видов в ограниченном пространстве. Она проявляется в развитии микроярусности и тонкой дифференциации растений по микрообитаниям.[2] В дриадовых фрагментах фитоценозов часто можно было наблюдать следующие микроярусы: 1) кустистые лишайники (возвышаются над дриадой на 1—5 см); 2) шпалеру дриады 1—3 см толщ.; 3) растущие в толще и трещинах шпалеры мхи, не достигающие уровня ее поверхности, *Dicranum spadiceum*, *D. brevifolium*, *Racomitrium lanuginosum* и др.; 4) мхи (*Bryum* sp., *Schistidium apocarpum* и др.), чешуйчатые и накипные лишайники, а также водоросли, расположенные под шпалерой дриады на почвенных частицах, мелкоземе, растительных остатках; на щебне — эпилитные лишайники, а иногда мхи *Andreaea rupestris*, *Ditrichum flexicaule*, *Schistidium apocarpum*, *Isopterigium pulchellum*. В группировках III зоны обычны случаи, когда под синузиями кустистых лишайников находились синузии или агрегации мхов (были отмечены *Abietinella abietina*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum spadiceum*, *Bryum* sp., *Rhytidium rugosum*, *Barbilophozia barbata* и др.), а под ними в свою очередь (или в смеси с ними) — чешуйчатые и накипные лишайники на растительных остатках. Иногда можно было различить микроярусы мхов, находящиеся один под другим. Особенно часто «подстилает» другие мхи *Isopterigium pulchellum*, вероятно, устойчивый к сильному затемнению.[3] Существование неперекрывающихся горизонтов в тундровых группировках отмечалось и ранее, например, в мохово-лишайниковом ярусе (Corns, 1974), в лишайниковом ярусе (Седельникова, 1981). Даже в столь малых по площади образованиях, как новосиеверсиевые фрагменты фитоценозов, обнаруживается пространственно-ценотическая дифференциация видов (Частухина, 1984а). В результате тщательной «упаковки» уже на площадках 10×12.5 см часто регистрируется более 10 (до 17) видов без учета водорослей, грибов и эпилитных лишайников.

В составе куртин или их остатков отмечены все виды, встречающиеся среди открытого грунта, и дополнительно еще более 20 видов зеленых и печеночных мхов, более 10 видов кустистых и листоватых лишайников, чешуйчатые и накипные (кроме эпилитных) лишайники, 3 вида цветковых растений с поверхностной корневой системой. Бóльшая часть видов растений в обследованных куртинных дриадовых тундрах существует только в составе ценотически обусловленных группировок, хотя они занимают всего около 1/3 всей площади.

В процессе развития растения дриады меняются состав и соотношение зон ее фитогенного поля в куртине. Этим определяются 4 последовательные фазы развития куртины, аналогичные тем, которые описал A. Watt (1947) для вересковых микрогруппировок: пионерная, фаза зрелости, ранняя и поздняя дегенеративные фазы.

Пионерная фаза. Основная часть ФП дриады представлена зоной колонизации; начинает формироваться II зона, остальные зоны еще не представлены. Кроме дриады, в такой куртине могут присутствовать единичные растения других видов.

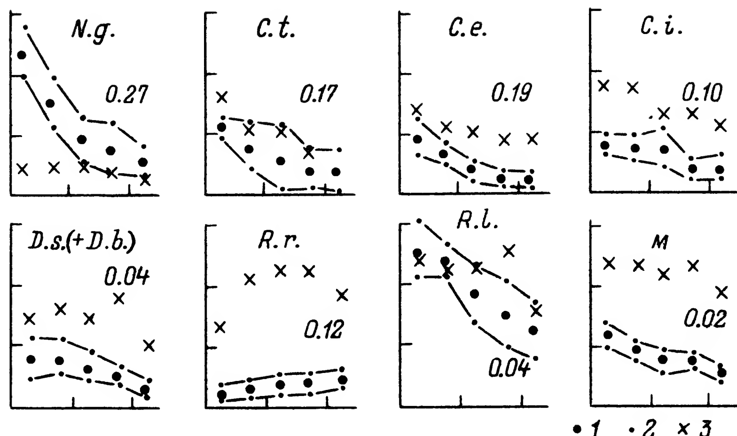
Фаза зрелости. Бóльшая часть ФП дриады представлена зонами I и II. Часто существуют III и IV зоны, но они не занимают значительной площади. Бóльшая часть куртины занята дриадовыми группировками (эдификатор — дриада). Обычны, но занимают небольшую площадь группировки с другими эдификаторами (фрагменты различных синузий, новосиеверсиевые фрагменты фитоценозов и др.).

Ранняя дегенеративная фаза. Среди зон ФП наиболее постоянна и обширна III зона; в большинстве случаев представлены и все остальные зоны. Снижается эдификаторная роль дриады в куртине при возрастании роли других

---

[2] Высокая видовая насыщенность в связи с очень большим разнообразием микрообитаний в горных тундрах отмечается и Н. А. Константиновой (1984).

[3] Устойчивость к затемнению обнаружена у близкого вида *I. depressum* (Barkman, 1964).



Зависимость изменения проективного покрытия и встречаемости видов в куртинах от покрытия дриады.

По оси абсцисс — покрытие дриады, по оси ординат — покрытие и встречаемость подчиненных видов. *1* — среднее покрытие подчиненного вида, *2* — доверительный интервал этих значений, *3* — встречаемость подчиненного вида. Все зависимости по покрытию статистически достоверны ($p = 0.95$), числа у кривых показывают силу связи (η). Горизонтальный масштаб: 1 см — 40%; вертикальный масштаб: 1 см — 20% для покрытия, 1 см — 40% для встречаемости. Виды: *N. g.* — *Novosieversia glacialis*; *C. t.* — *Cassiope tetragona; C. e.* — *Carex ericetrium*; *C. i.* — *Cetraria islandica*; *D. s.* (+*D. b*) — *Dicranum spadiceum* (+*D. brevifolium*); *R. r.* — *Rhytidium rugosum*; *R. l.* — *Racomitrium lanuginosum*; *м* — мхи.

растений. Наблюдаются уменьшение площади и встречаемости дриадовых группировок, рост встречаемости (100%) и площади разнообразных группировок с иными эдификаторами.

Поздняя дегенеративная фаза. Здесь наибольшую площадь ФП дриады занимает IV зона; присутствовать могут также и все остальные зоны, но они незначительны по площади. Наблюдаются преобладание отмерших частей дриады (в виде трухи, часть которой покрыта отмершими и отмирающими растениями), уменьшение обилия и видового разнообразия, жизненности мхов, лишайников, цветковых растений. Исключение составляют чешуйчатые и накипные лишайники на отмерших частях дриады и других растений, которые становятся постоянными. Выявлена достоверная зависимость покрытия остальных растений от покрытия дриады при смене зон ее ФП (см. рисунок). Микросукцессии куртин цикличны; это один из факторов, способствующих стабильности изученных куртинных тундр.

В куртинной мохово-лишайниково-дриадовой тундре с помощью коэффициента Съеренсена[4] было проведено попарное сравнение всех куртин, находящихся на площадке 10 × 10 м. Оказалось, что уровень сходства куртин одной фазы развития последовательно падает по мере старения куртины (табл. 1). Связано это с тем, что при развитии куртины увеличивается гетерогенность ФП дриады вплоть до его разрывов и соответственно растет разнообразие формирующихся группировок.[5] При этом расширяется набор жизненных форм растений, а видовой состав и количественные соотношения конкретных представителей этих жизненных форм могут сильно варьировать от куртины к куртине. Такое варьирование обусловлено как случайными факторами, так и экологическими микроусловиями и ценотическими особенностями куртин.

---

[4] При многочисленном в сообществах эврибионтном виде коэффициент Съеренсена «мало чувствителен»; в этом случае маскируется специфика сообществ, определяемая менее обильными видами (Галанин и др., 1986). В нашей работе коэффициент Съеренсена приемлем: его величина в большой степени определяется покрытием дриады, которое в свою очередь связано с фазой развития куртины и отражает поэтому ее структуру.

[5] Аналогичные закономерности были отмечены и для других ценотических образований — синузий: при снижении конкурентоспособности эдификатора растут гетерогенность его ценотического поля и состав, строение и синузии в целом (Норин, 1979).

ТАБЛИЦА 1

Величина сходства куртин на разных фазах развития (коэффициент Стьюдента)

Фазы развития куртин				
пионерная	фаза зрелости		дегенеративная фаза	
	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя
0.98	0.87(0.78—0.97)	0.73(0.52—0.87)	0.52(0.27—0.81)	0.21(0.17—0.2)

Всего нами было обследовано 6 фитохор территориальных выделов куртинных дриадовых тундр, существующих в различных экологических условиях. По мере увеличения угла наклона поверхности, обдуваемости и сухости субстрата (в меньшей мере и выраженности микрорельефа) они составляют следующий ряд. **Фитохора № 1** — куртинная мохово-кассиоповодриадовая тундра. Участок расположен на вершине плато, в 100 м от начала склона, на ровной, почти горизонтальной поверхности (уклон на юг около 1°). Субстрат щебнистый, почти без примеси мелкозема. Микрорельеф выражен хорошо, лучше, чем во всех других обследованных фитохорах; существует сеть западин, зимой укрытых снегом. **Фитохора № 2** — куртинная лишайниково-мохово-дриадовая тундра. Участок с практически горизонтальной поверхностью (уклон на юг около 1°) находится на вершине плато, в 400 м от начала склона. Микрорельеф сглаженно-волнистый. Субстрат щебнистый, с незначительной примесью мелкозема. **Фитохора № 3** — куртинная осоково-лишайниково-дриадовая тундра. Участок со слабым (1—2°) уклоном на юго-восток. Субстрат щебнистый, с примесью мелкозема. Микрорельеф выражен слабо и имеет неяснозападинный характер. **Фитохора № 4** — куртинная лишайниково-дриадовая тундра. Участок расположен в месте перехода плоской вершины плато в склон (уклон на юго-восток 4—6°). Субстрат щебнистый с небольшой примесью мелкозема и отдельными камнями до 15 см в диам. Микрорельеф выражен очень слабо. **Фитохора № 5** — куртинная разнотравно-лишайниково-дриадовая тундра. Обдуваемый участок в верхней, пологой части склона (уклон 7—8°). Субстрат щебнисто-каменистый, местами с примесью мелкозема. Микрорельеф очень неоднородный. Здесь существуют бугры и впадины разных размеров и форм и выровненные участки с разным уклоном. **Фитохора № 6** — куртинная разнотравно-дриадовая тундра. Сильно обдуваемый участок (уклон на юг 7—8°). Грунт щебнистый, сухой, слегка осыпающийся, с незначительным количеством мелкозема. Микрорельеф не выражен. Фитохоры в разных местообитаниях несколько отличаются друг от друга морфологически, флористически и в большой степени — по количественному соотношению обилий видов в куртине (табл. 2).

Для количественного изучения ценотических процессов в куртинных тундрах был использован метод сопряженностей (Уранов, 1955, 1968; Ипатов, 1970; Норин, 1979). Он показал, что растительность этих тундр в исследованном районе находится в основном под определяющим воздействием дриады.[6] По мере уменьшения покрытия живыми частями дриады в целом возрастают встречаемость и покрытие остальных видов — в этом отражается ход микросукцессий в куртине при динамической смене зон ее ФП (см. рисунок). Единственный вид, покрытие которого не возрастает, а падает с уменьшением покрытия дриады, — *Dryas octopetala*. Для него, очевидно, более благоприятна фитосреда, создающаяся на первых стадиях развития дриадовых группировок, когда дриада еще не принимает в них значительного участия. Как видно из

[6] Использовались данные по 1260 учетным площадкам 10×12.5 см, заложенные случайно в пределах куртин 4 фитохор (№№ 1, 2, 4, 6). Учитывались проективное покрытие и встречаемость наиболее обильных (хотя бы в одной из фитохор) видов, а также объединенной группы «мхи», куда входили зеленые мхи и печеночники.

ТАБЛИЦА 2

Среднее покрытие наиболее обильных видов в куртинах (в % от площади куртины, $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$)

Вид	№ фитохоры					
	1	2	3	4	5	6
Dryas octopetala	39.2±8.3	63.1±9.1	55.3±9.3	75.6±9.6	66.8±8.2	40.5±15.9
Cetraria islandica	8.7±2.8	11.8±3.2	3.2±1.5	4.6±2.3	1.3±1.3	0.4±0.2
Novosieversia glacialis	0.4±0.5	3.5±4.1	4.0±2.5	4.1±5.6	8.1±7.5	40.3±17.2
Carex melanocarpa	0.05±0.05	0.3±0.2	9.2±5.6	1.2±1.3	1.2±1.6	0
Racomitrium lanuginosum	27.6±6.6	16.3±6.5	0.6±0.6	2.6±2.9	3.4±4.0	2.3±3.6
Rhytidium rugosum	0	+	+	1.7±1.6	3.8±3.7	3.1±2.5
Dicranum spadiceum+ *D. brevifolium*	2.2±1.2	2.1±0.7	0.8±0.7	0.6±0.2	0.8±1.3	0.4±0.2
Cassiope tetragona	8.4±9.9	+	0	0	0	0

Примечание. «+» — покрытие менее 0.05%.

табл. 2, дриада имеет наименьшее покрытие при крайних экологических условиях и наибольшее — при промежуточных. Обилие других видов обнаруживает связь не столько с покрытием дриады, сколько с факторами среды (степенью обдуваемости, углом уклона, развитостью микрорельефа и др.). Вероятно, количественные соотношения основных видов в фитохоре в целом определяются экологическими условиями, а в пределах куртин — в большой степени и фитоценотическими факторами, связанными с жизнедеятельностью дриады.

Таким образом, в исследованной нами дриадовой куртинной тундре ценотические факторы имеют значение в определении: а) флористического состава растительности (большинство видов встречается только в микрогруппировках, связанных с жизнедеятельностью дриады или новосиеверсии); б) пространственного размещения и обилия видов (эти характеристики изменяются в ходе микросукцессий); в) стабильности растительности (циклического характера микросукцессий куртин).

Такова характеристика ценотических микрогруппировок, которые формируются с переходом агрегаций на сухом субстрате к куртинным тундрам. Если переход к новому уровню ценотической организации здесь происходит с появлением условий для существования дриады, то на сыром субстрате — с появлением условий для щучки *Deschampsia cespitosa* subsp. *borealis* (при более раннем сходе снега). Открытые группировки с участием щучки можно тоже принять за агрегации. Однако тщательные обследования ее дерновин показали, что многие из них являются эдификаторами мелких ценотических группировок.[7] Развитие этих группировок аналогично развитию куртин; оно циклично и идет по определенным закономерностям (Частухина, 1984б) — от одиночно существующих растений щучки через щучковые фрагменты фитоценозов к группировкам чешуйчатых и накипных лишайников на растительных остатках. Эти изменения обусловлены сменой онтобиоморф щучки, когда с последовательным развитием ее ФП изменяются и конкурентоспособность, и средообразование этого растения.

[7] Как отмечает В. Д. Александрова (1981), среди открытых группировок агрегации (состоящих из одиночных невзаимодействующих растений) в природе встречаются редко, гораздо более распространены семиагрегации, в которых наряду с одиночными растениями существуют и нанофитоценозы. Они подробно исследованы в полярных пустынях (Александрова, 1981, 1983). Многие описанные на аридных территориях фитохоры, содержащие одиночные растения и микрофитоценозы (дерновины злаков или отдельные особи кустарников с поселившимися среди них другими растениями), также можно рассматривать как семиагрегации.

Щучковые фрагменты фитоценозов формируются особями на средних и поздних этапах развития. Из-за отмирания отдельных побегов и частей дерновины они имеют пониженную конкурентоспособность и вместе с тем обладают благоприятным для других растений (особенно мхов) действием. Это выражается в сглаживании резких суточных колебаний температуры, накоплении мелкозема и почвенных частиц, защите от непосредственного воздействия динамических процессов, происходящих в грунте, защите от ветров, от вымывания из суглинистого грунта дождевыми потоками и др. Ряд видов мхов (*Dicranum spadiceum, Pochlia cruda, Bryum* sp., *Lophozia wenzelii*) не встречается здесь среди открытого грунта, а только в группировках, формирующихся в результате жизнедеятельности щучки (иногда и других эдификаторов).

Описанные нами закономерности развития ценотических микрогруппировок со сменой онтобиоморф эдификатора характерны не только для исследованного района. Они обнаружены и в других типах растительности для разных эдификаторов (Watt, 1947, 1955; Миняев, 1963; Миркин, 1970; Полозова, 1970; Fox, 1970; и др.), что позволяет предположить более общий характер выявленных закономерностей. Вероятно, будет описано развитие ценотических группировок, формируемых особями и многих других эдификаторов различных жизненных форм.

Таким образом, в несвязном растительном покрове заполярной горной тундры плато Путорана ценотические факторы имеют большое значение в определении состава, строения и динамики растительности. Здесь существует предмет для фитоценотических исследований и возможно применение основных фитоценологических понятий (таких как эдификатор, фитоценоз, сукцессии, конкуренция, фитогенное поле и др.). Здесь снижено значение потребления ресурсов как способа воздействия эдификатора и возрастает его защитная роль за счет трансформации условий среды. Существование самих растений-эдификаторов в обследованных фитохорах обусловлено экологически, но существование и свойства формируемых ими микрогруппировок определяются уже не столько экологически, сколько ценотически. Большинство видов существует лишь в составе этих микрогруппировок. Смена онтобиоморф эдификатора обусловливает и изменение набора функциональных зон его ФП. В каждой зоне формируются характерные для нее группировки. В результате пространственное размещение и обилие видов изменяются в ходе микросукцессий, которые связаны со сменой онтобиоморф. Происходящие при этом закономерные смены крупных групп жизненных форм (от шпалерного кустарничка и травянистого многолетника до чешуйчатых и накипных лишайников) обусловлены ценотически, а конкретные их представители — не только ценотически, но и экологически.

Подчиненные эдификатору растения находятся обычно в пределах контура его надземной части, скрываясь среди его живых или отмерших органов. Поэтому, для того чтобы заметить, а тем более изучить эти скрытые группировки, необходимы очень тщательные обследования растительности, а также методики, которые учитывали бы их особенности. Только на основании таких конкретных и детальных исследований могут быть составлены реальные представления о роли ценотических процессов в растительности Крайнего Севера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. О влиянии экспозиции нанорельефа на почвенный микроклимат и на развитие растений в арктической тундре // Тр. Моск. общ. испыт. прир. Отд. биол. 1960. Т. 3. С. 11—26. — *Александрова В. Д.* Открытые растительные группировки полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 636—649. — *Александрова В. Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л.: Наука, 1983. 143 с. — *Галанин А. В., Беликович А. В., Проскурина Н. С.* Практические работы по биометрии. Вып. 1. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1986. 39 с. —

Ипатов В. С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184—194. — *Кононова М. Ю.* Вертикальная и горизонтальная структура пушицевых кочкарников нижнего течения р. Нэттэвээм (Чукотский п-ов) // Вестн. ЛГУ. 1978. № 24. С. 125—131. — *Константинова Н. А.* Флористическая насыщенность в сообществах горных тундр Хибин // Всесоюз. конф. «Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей». Тез. докл. Апатиты, 1984. С. 61—62. — *Мазуренко М. Т.* Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 208 с. — *Миняев Н. А.* Структура растительных ассоциаций (по материалам исследования в чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 260 с. — *Миркин Б. М.* Динамика микрогруппировок на сфагновых болотах у южной границы их ареала // Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир: Изд-во Гос. пед. ин-та, 1970. С. 266—274. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Полозова Т. Г.* Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Западного Таймыра) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 431—442. — *Самойлов Ю. И.* Поля воздействия растений и их функциональная структура // II Всесоюз. совещ. «Общие проблемы биогеоценологии». М., 1986. Ч. 1. С. 126—128. — *Седельникова Н. В.* Роль лишайников в щебнистых тундрах нагорья Сангилен (Тува) // Бриолихенологические исследования высокогорных районов и севера СССР. Апатиты, 1981. С. 110—112. — *Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с. — *Уранов А. А.* Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 31—48. — *Уранов А. А.* К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопр. морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 183—208. — *Частухина С. А.* Ценотическая роль *Novosieversia glacialis* (*Rosaceae*) в горных дриадовых куртинных тундрах плато Путорана // Бот. журн. 1984а. Т. 69. № 3. С. 399—403. — *Частухина С. А.* Открытые растительные группировки горных тундр плато Путорана (Север Среднесибирского плоскогорья) // Бот. журн. 1984б. Т. 69. № 10. С. 1363—1370. — *Barkman J. J.* Over de oecologie van de mossen // Natura (Nederl.). 1964. Bd 61. H. 23. S. 24—31. — *Corns J. G. W.* Arctic plant communities east of the Mackenzie Delta // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 1731—1745. — *Fox J. F.* Alternation and coexistense of tree species // Amer. Natur. 1977. Vol. 111. N 977. P. 69—89. — *Watt A. S.* Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1955. Vol. 43. P. 490—506.

Институт биологических проблем
Севера ДВО АН СССР
Магадан

Получено 24 IX 1987

УДК 581. 13.(98)

Г. Г. Романов, Т. А. Овсова, Л. К. Грунина

АЗОТФИКСАЦИЯ И НАКОПЛЕНИЕ АЗОТА *DRYAS OCTOPETALA* (*ROSACEAE*) В СУБАРКТИКЕ

G. G. ROMANOV, T. A. OVSOVA, L. K. GRUNINA. NITROGEN FIXATION AND ACCUMULATION IN *DRYAS OCTOPETALA* (*ROSACEAE*) FROM SUBARCTIC TERRITORIES

Приведены данные по сезонной активности ассоциативной азотфиксации и накоплению азота *Dryas octopetala*. Установлено, что на долю биологического азота приходится 0.30%. Основным источником азотного питания этого вида является минеральный азот почвы.

Дриада (*Dryas*) — небольшой кустарничек из сем. *Rosaceae*, широко распространенный в Арктике и нередко играющий пионерную роль при заселении оголенных субстратов (Арктическая флора, 1984). Интерес к этому растению вызван тем, что у некоторых видов (*Dryas drummondii* Richards ex Hosk., *D. octopetala* L., *D. integrifolia* Vahl) обнаружены проникающие в почву на глубину

до 15 см корневые клубеньки кораллоидной формы, подобные клубенькам ольхи (Lawrence, 1958; Allen et al., 1964; Lawrence et al., 1967). Азотфиксирующим микросимбионтом в клубеньках дриады являются актиномицеты рода *Frankia* (Becking, 1984). Для обозначения этого типа симбиоза пользуются термином «актиноризa» (Калакуцкий, Парийская, 1982). Актиноризные симбиотические системы по способности фиксировать молекулярный азот не уступают бобово-ризобиальному симбиозу (Virtanen, 1962). Так, по данным D. Lawrence с соавт. (1967), на Аляске *D. drummondii* фиксирует 18—36 кг азота на 1 га за сезон, что сопоставимо с продуктивностью симбиотической азотфиксации у дикорастущих бобовых в Субарктике (Grunina et al., 1990).

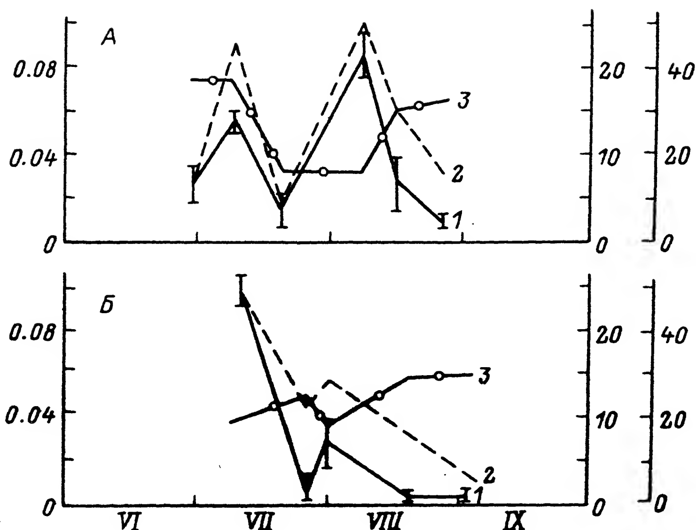
Экологическая роль дриады заключается в том, что за счет симбиоза с актиномицетами она может не только удовлетворять свои потребности в азоте, но и обогащать субстрат азотистыми соединениями. Так, D. Lawrence и L. Hulbert (1950) отмечали, что в сообществах с доминированием *D. drummondii* растения росли гораздо быстрее, а их листья содержали общего азота на 30% больше, нежели в сообществах, где этот вид отсутствовал.

Объектом нашего изучения служила дриада восьмилепестная *D. octopetala*, произрастающая на участках разнотравно-дриадовых моховых тундр в районе г. Воркуты (подзона южных гипоарктических тундр). Поиски клубеньков у этого вида дриады не увенчались успехом, а в лабораторных экспериментах интенсивность биологической азотфиксации в почве без корней и с корнями была очень низкой и составляла соответственно 0.3 и 4.0 [мкг N_2/1 г] сух. вещ. в 1 ч. Не находили клубеньков у *D. octopetala* в Фенноскандии и шведские исследователи (Granhall, Lid-Torsvik, 1975). Они также отмечали, что нитрогеназная активность в почве с корнями растений была низкой и лишь незначительно превосходила ее активность в почве без растений. По-видимому, в силу каких-то еще не изученных причин образование корневых клубеньков у дриады происходит не всегда, и в этом случае для нее характерна не симбиотическая, а ассоциативная азотфиксация. В связи с этим целью наших исследований было изучение сезонной активности ассоциативной азотфиксации у *D. octopetala* и оценка доли «биологического» азота в общем накоплении этого элемента растением.

Исследования проводились в период с июня по сентябрь 1988 г. на коренном берегу р. Воркуты (участок № 1), а в 1990 г. — на р. Аяч-Яхи (участок 2). Почва участков тундровая, торфянисто-перегнойная, поверхностно-глеевая, характеризуется средней обеспеченностью элементами питания: N общий — 0.11, N гидролизуемый — 5.9%, P_2O_5 — 16.9, K_2O — 16.8 мг/100 г почвы, pH сол. — 6.4. Нитрогеназную активность в полевых условиях определяли ацетиленовым методом (Hardy et al., 1973) в нашей модификации (Романов и др., 1990). Общий азот и основные его формы (белковый и небелковый) определяли по Кьельдалю, нитратный — спектрофотометрически с сульфосалициловой кислотой (Губачек и др., 1981), активность нитратредуктазы — методом Яворского (Jaworski, 1971).[1] Статистическую обработку данных проводили по Б. А. Доспехову (1973).

Сезонные колебания активности ассоциативной азотфиксации у дриады по интенсивности были незначительными. Наибольшая нитрогеназная активность отмечена в первых декадах июля и августа, и очевидно, что это связано с благоприятными погодными условиями (см. рисунок). Из рисунка видно соответствие кривых сезонной активности ассоциативной азотфиксации и температуры воздуха у поверхности почвы (коэффициент корреляции $r = 0.898 \pm 0.150$ в 1988 г. и $r = 0.923 \pm 0.236$ в 1990 г.), а также отсутствие такого соответствия между сезонной активностью ассоциативной азотфиксации и влажностью почвы ($r = 0.287 \pm 0.581$ в 1988 г. и $r = 0.654 \pm 0.231$ в 1990 г.). По-видимому, в условиях

[1] Авторы благодарны инженерам Аникиной Г. Н. и Деневой С. В. за выполнение химических анализов.



Динамика сезонной активности ассоциативной азотфиксации у дриады (*1*) в зависимости от температуры воздуха (*2*) и влажности почвы (*3*) в 1988 (*А*) и 1990 (*Б*) годах.

По осям ординат слева направо — азотфиксация, мкг N_2/1 г сух. вещ. в 1 ч; температура воздуха, °С; влажность почвы, %. На оси абсцисс — месяцы.

Субарктики при частой переувлажненности почвы (Кононенко, 1986) температура для азотфиксаторов является более важным фактором, чем влажность.

Известно, что активность ассоциативной азотфиксации в значительной степени зависит от физиологического состояния самого растения. Так, в последней декаде июня во время цветения и обновления листового аппарата дриады отмечается пик нитрогеназной активности (см. рисунок).

После завершения цветения активность ассоциативной азотфиксации растений определяется, вероятно, доступностью для диазотрофов углерода, образующегося при разложении органического вещества почвы, что в значительной мере зависит от температурных условий. Причем в этот период вегетации при высоких положительных температурах воздуха интенсивность азотфиксации не ниже, чем в первую половину вегетации (см. рисунок).

В среднем интенсивность ассоциативной азотфиксации у дриады в 1988 г. составила 0.035, а в 1990 г. — 0.028 мкг N_2/1 г сух. вещ. в 1 ч. С учетом биомассы растений в период плодоношения дриады (на участке № 1 — 323.3, а на участке № 2 — 544.0 г/м^2) продуктивность ассоциативной азотфиксации за сезон составляла соответственно 15.7 и 19.5 мг N_2/м^2.

Исследования показали, что дриада характеризуется сравнительно высоким содержанием в тканях общего азота (см. таблицу), основную часть которого составляет белковая фракция (93—94%), что свидетельствует об интенсивном процессе ассимиляции азота.

Сопоставление количества фиксированного дриадой молекулярного азота за сезон с общим его количеством, накопленным в тканях растений (в среднем

Содержание сухого вещества и разных форм азота (% от сухого вещества) в дриаде в период плодоношения (средние данные за 2 года)

Части растения	Сухое вещество, г/м^2	Формы азота			
		общий	белковый	небелковый	нитратный
Надземная	179.5	1.84	1.73	0.11	0.004
Подземная	364.5	0.88	0.82	0.06	0.004

6.49 г/м^2), показало, что доля биологического азота составляет лишь 0.30%. Следовательно, основное количество азота поглощается дриадой из почвы.

По содержанию основных питательных элементов, как было показано выше, почву на участках под дриадой можно отнести к среднеобеспеченной; подвижные формы азота таковы: нитраты — 0.14—0.25, аммоний — 0.80—2.29 мг/100 г почвы. Известно, что в процессах первичного поглощения минерального азота за счет ионного обмена аммоний поглощается в большей мере, чем нитраты (Измайлов, 1986). Учитывая низкий уровень содержания легкоусвояемого азота и преобладания аммонийной формы в почве, можно предположить, что в наших условиях основное количество азота, накапливаемого дриадой, поглощается в виде аммония. Не противоречат этому и полученные нами данные об активности нитратредуктазы: ее активность была невысокой (154 в надземных побегах и 104 нМ NO_2/1 г сух. вещ. в 1 ч — в подземной части) и сравнимой с активностью этого фермента в листьях и корнях бобовых, обладающих в отличие от дриады симбиотической азотфиксацией.

Таким образом, для *D. octopetala* в условиях Большеземельской тундры характерна ассоциативная азотфиксация, уровень которой невысок, в течение вегетации изменяется незначительно и зависит от климатических условий (в большей степени от температуры), а также от физиологического состояния растения. Ассоциативная азотфиксация в накоплении азота растением существенной роли не играет, и основным источником этого элемента у дриады является минеральный азот почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора. Вып. 9. Ч. 1. Л.: Наука, 1984. 333 с. — *Губачек Й., Рихтер Р., Каплант Т., Бернацик К.* Методы определения нитратов в растительном материале // Агрохимия. 1981. № 7. С. 131—138. — *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Колос, 1973. 336 с. — *Измайлов С. Ф.* Азотный обмен в растениях. М.: Наука, 1986. 320 с. — *Калакуцкий Л. В., Парийская А. Н.* Азотфиксирующие симбиозы актиномицетов с растениями // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. № 2. С. 255—270. — *Кононенко А. В.* Гидротермический режим таежных и тундровых почв европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1986. 145 с. — *Романов Г. Г., Костяев В. Я., Посыпанов Г. С.* Устройство для измерения интенсивности биологической азотфиксации в условиях Заполярья // Биологический азот. Тез. докл. науч. конф. СОИСАФ. Калуга, 1990. С. 86—87. — *Allen E. K., Allen O. N., Klebesadel L. J.* An insight into symbiotic nitrogen fixing plant associations in Alaska // Sci. in Alaska: 14 Alaskan Sci. Conf. Proc. 1964. P. 54—63. — *Becking J. H.* Identification of the endophyte of *Dryas* and *Rubus* (*Rosaceae*) // Plant Soil. 1984. Vol. 78. N 1/2. P. 105—125. — *Granhall U., Lid-Torsvik V.* Nitrogen fixation by bacteria and free-living blue-green algae in tundra areas // Ecol. Bull. 1975. N 16. P. 305—315. — *Grunina L. K., Getzen M. V., Kostyaev V. Ja., Romanov G. G.* Nitrogen in the arctic ecosystems // Arctic Res. Adv. Prosp. Moscow, 1990. Pt 2. P. 135—140. — *Hardy R., Burns R., Holsten B.* Application of the acetylene-ethylene assay for measurement of nitrogen fixation // Soil Biol. Biochem. 1973. Vol. 5. N 1. P. 41—83. — *Jaworski E. J.* Nitrate reductase assay in intact plant tissues // Biochem. Biophys. Res. Comm. 1971. Vol. 43. P. 1274—1279. — *Lawrence D. B.* Glaciers and deposition in southeastern Alaska // Amer. Sci. 1958. N 46. P. 89—122. — *Lawrence D. B., Hulbert L.* Growth stimulation to adjacent plants by lupine and alder on recent glacier deposits in southeastern Alaska // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1950. N 31. P. 58. — *Lawrence D. B., Schoenike R. E., Quispel A., Bond G.* The role of *Dryas drummondii* in vegetation development following ice recession at Glacier Bay, Alaska, with special reference to its nitrogen fixation by root nodules // J. Ecol. 1967. Vol. 55. P. 793—814. — *Virtanen A. J.* On the fixation of molecular nitrogen in nature // Comm. Just. Forest Fennic. 1962. Vol. 55. N 22. P. 1—11.

Получено 10 IV 1991

Институт биологии Коми НЦ УрО АН СССР
Сыктывкар

УДК 581.331.2 : 582.683.2

И. И. Халилов, Д. Б. Архангельский

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*) В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИКОЙ

I. I. KHALILOV, D. B. ARCHANGELSKY. PALYNOLOGICAL STUDIES IN THE SPECIES OF THE GENUS *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*) IN CONNECTION WITH ITS SYSTEMATICS

При помощи сканирующего электронного микроскопа впервые изучена пыльца представителей всех 6 секций рода *Crambe*. Всего исследовано 26 видов. Выявлены следующие признаки пыльцы рода, имеющие систематическое значение на секционном уровне: характер скульптуры экзины, размер ячей сетчатой скульптуры экзины, частично размер пыльцевых зерен. Установлены существенные различия по указанным признакам между видами разных секций.

Представители рода *Crambe* L. — однолетние и многолетние травы, иногда полукустарники, широко распространенные главным образом в Евразии и значительной части Африки. Среди них имеется много эндемиков с небольшими ареалами. В составе рода насчитывается около 40 видов.

Впервые система рода была предложена De Candolle (1821, 1824), которому было известно 12—13 видов. Он разделял род на 3 секции, принятые большинством последующих исследователей рода; в основу секционного подразделения он положил строение нижнего членика стручочка. Этого же подразделения на секции придерживался О. Е. Schulz (1919), который обработал род *Crambe* для издания A. Engler «Das Pflanzenreich». Он считал, что в состав рода входят 19 видов и многочисленные разновидности, которые многими другими ботаниками понимались как самостоятельные виды (Буш, 1910; Черняковская, 1939, и др.). Е. Г. Черняковская (1939) виды рода *Crambe* флоры СССР на основании строения нижнего и верхнего члеников стручочка отнесла к 2 секциям: *Sarcocrambe* DC. и *Leptocrambe* DC. Другие работы по роду *Crambe* представляют собой главным образом обработки во флористических сводках по различным регионам (Буш, 1910; Ball, 1964; Hedge, 1968). Имеется также небольшой обзор видов рода *Crambe* главным образом перспективных для культуры в СССР (Васильев, 1950).

В настоящее время среди 40 видов рода *Crambe* имеется несколько давно разделившихся и почти независимых линий развития, которые можно рассматривать в ранге секций: *Crambe, Dendrocrambe* DC, *Orientecrambe* I. Khalilov, *Leptocrambe* DC, *Astrocrambe* I. Khalilov и *Flavocrambe* I. Khalilov (Халилов, 1991).

До настоящего времени сведения о пыльце некоторых видов рода *Crambe* имелись в работах G. Erdtman (1943; *C. maritima* L.), Е. М. Аветисян и Л. К. Манукян (1966; *C. juncea* Bieb.), Л. А. Куприяновой (1972; *C. tataria* Sibeók) и А. А. Чигуряевой (1973; *C. orientalis* L.). Для крестоцветных Чигуряевой (1973) были установлены 5 типов оболочек пыльцевых зерен; род *Crambe* отнесен к III типу — *Megacarpae*. Все названные работы проводились с помощью светового микроскопа.

Нами было предпринято исследование пыльцевых зерен катранов с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) с целью охватить по возможности все систематические группы рода и попытаться выявить признаки, могущие быть полезными для целей построения системы рода.

В пределах наиболее сложной в систематическом отношении секции *Orientecrambe* изучена пыльца всех 8 входящих в нее видов. Анализ результатов исследования позволил оценить пределы изменчивости признаков, характеризу-

ющих данную секцию, а также найти дополнительные признаки сходства и различия между близкими видами (форма стенок лакун и их размеры). Наконец анализ строения пыльцы представителей различных секций, а также у видов в пределах одной секции позволил дать сравнительную оценку признаков на секционном и видовом уровнях.

Материал и методика

Работа выполнена на гербарном материале главным образом из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). Частично гербарий для изучения был получен из зарубежных ботанических учреждений, в том числе типовой, присланный из гербариев Лондона (BM), Кью (K), Эдинбурга (E), Вены (W), Шанхая (SH), Берлина (B).

Для исследования пыльцу, обработанную 70%-ным этиловым спиртом, напыляли золотом в вакуумной установке. Микрофотографии были получены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C лаборатории палеоботаники БИН АН СССР.

Были изучены следующие образцы: *C. aculeolata* (Busch) Czerjak., Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, с. Билав, 1987, № 71, И. Халилов (LE); *C. armena* N. Busch, Нахичеванская АССР, близ соляных промыслов, 1923, А. Гроссгейм (LE); *C. cordifolia* Stev., окр. г. Пятигорска, 1988, № 124, И. Халилов (LE), *C. aspera* Bieb., Крым, Керченский п-ов, 1954, Н. Серпова (LE); *C. edentula* Fisch. et Mey. ex Korsh., Усть-Урт, 1966, М. Батырова (LE); *C. filiformis* Jacq., Spain, 1963, N 1134, P. Gibbs (K); *C. fruticosa* L. f., Madeira, N 7549, K. Lens (W); *C. gibberosa* Rupr., ДагАССР, с. Талги, 1969, А. Раджи (LE); *C. gordjaginii* Spryg. et M. Pop., Afganistan, Samangan, 3 miles S of Khulm, N 1129 S, 1969, Podlech (LE); *C. grandiflora* DC., Karasubazar, 1900, A. Callier (LE); *C. hedgei* I. Khalilov, Afganistan, prov. Ghasni, distr. Malestan, inter Mirasina et jugum Ghouten Kol, N. Sangi-Masha, K. Reichinger (W); *C. hispanica* L., ex horto bot. Petropolitano, 1868, N 1410, (LE); *C. juncea* Bieb., Нахичеванская АССР, Норашенский р-н, с. Хок, 1987, И. Халилов (LE); *C. kilimandscharica* O. E. Schulz, Kenya, 1943, N 3307, P. Bally (K); *C. koktebelica* (Junge) Busch, Крым, п-ов Тарханкут, 1984, № 1251, Н. Цвелев (LE); *C. kotschyana* Boiss., Afganistan, 1945, N 3539, M. Koil (W); *C. laevigata* DC., Canary Islands, 1969, N 1391, D. Bramwell (E); *C. litwinowii* K. Gross, ex horto bot. Petropolitano (LE); *C. maritima* L., УССР, Донецкая обл., 1981, А. Дерипова (LE); *C. orientalis* L., Нахичеванская АССР, Норашенский р-н, близ с. Данзик, 1947, А. Гроссгейм (LE); *C. persica* Boiss., Plantae persicae, 1915, N 722; *C. pinnatifida* R. Br., Железноводск, Бештау, 1948, А. Гроссгейм (LE); *C. schugnana* Korsh., Шугнань: между с. Менды-Шар и Хорогом, 1857, № 186, С. Коржинский (LE); *C. steveniana* Rupr., Крым, между с. Еленевской и с. Сартана, 1905, Н. Буш (LE); *C. strigosa* L'Her., ex horto bot. Petropolitano, 1860 (K); *C. tataria* Sebdók., Turkey, 1954, N 21761, Davis (K).

Результаты исследования и обсуждение

Изучение морфологии пыльцевых зерен 26 видов рода *Crambe* показало, что они варьируют по форме, величине и размеру апертур, а также характеру в общем сетчатой скульптуры экзины (см. таблицу).

Общая характеристика пыльцы рода *Crambe*. Пыльцевые зерна относятся к одному типу: меридионально-3-бороздные, с полюса округло-3-

лопастные, с экватора широко-эллипсоидальные или сфероидальные (шаровидные), размер оболочек 16.0—30.0 мкм. Борозды длинные, широкие (1.2—2.4 мкм) или узкие (0.6—0.8 мкм), мембраны часто зернистые, апокольпиум 3.6—4.8 мкм, мезокольпиум до 8.4—10.0 мкм. Экзина 1.8—2.4 мкм толщиной, столбчатая; столбики булавовидные; скульптура по типу сетчатая. Размер ячей 0.6—1.8 (2.4) мкм. Нами выделено 5 подтипов экзины (см. таблицу): скрыто-сглаженная (табл. I, *1*), лакунарная (табл. I, *2*), узорчатая (звездчатая) (табл. I, *5*, *6*), лакуновидная (табл. I, *3*), крупнолакуновидная с извилистыми стенками ячей (табл. I, *4*).

Исследование пыльцевых зерен видов *Crambe* позволило получить новые сведения об их различиях (табл. II).

Наименьшие размеры имеют пыльцевые зерна видов секции *Crambe,* наибольшие — секции *Orientecrambe.*

Для видов секций *Dendrocrambe* и *Flavocrambe* характерна только сфероидальная форма пыльцевых зерен; в остальных таксонах она варьирует от сфероидальной до эллипсоидальной.

Разные виды отличаются друг от друга по характеру скульптуры экзины (форма и размеры лакун). Особенно резко выделяются эндемики Средней Азии *Crambe gordjaginii* и *C. schugnana.* Пыльца *C. gordjaginii* (табл. I, *3*) имеет очень мелкие лакуны, по форме четко отличающиеся от других видов *Crambe.* У пыльцевых зерен *C. schugnana* (табл. I, *5*) очень большие по диаметру лакуны и отчетливые столбики, слагающие стенки лакун.

Данные палиноморфологии подтверждают правильность выделения двух особых секций рода — *Flavocrambe* и *Astrocrambe* — по макропризнакам на материале среднеазиатских видов *C. gordjaginii* и *C. schugnana* (Халилов, 1991).

Как показывают полученные данные, признаки пыльцевых зерен в роде *Crambe* имеют принципиальное диагностическое значение. Наиболее существенными в пределах рассматриваемых видов рода *Crambe* являются характер скульптуры экзины и размер и форма пыльцевых зерен. По этим признакам

Сравнительная характеристика пыльцевых зерен видов рода *Crambe*

Вид	Форма пыльцевых зерен	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Число ячей на единицу поверхности (8.5×13.0 мкм)	Подтипы сетчатой скульптуры
Секция *Crambe*					
Crambe grandiflora	Широкоэллипсоидальная	24.3—25.7	19.2—20.4	5×6	Крупнолакуновидная
C. gibberosa	Сферическая	20.1—23.2	19.5—19.0	6×7	То же
C. pinnatifida	»	19.3—20.1	18.9—19.2	5×7	» »
C. cordifolia	Эллипсоидальная	25.1—26.3	17.0—17.9	5×7	» »
C. aspera	Широкоэллипсоидальная	23.1—24.5	18.1—18.7	6×7	» »
C. steveniana	»	21.0—22.2	16.2—16.8	5×6	» »
C. tataria	»	25.0—25.2	20.1—20.4	5×6	» »
C. kotschyana	Эллипсоидальная	19.0—19.2	15.0—15.3	7×8	» »
C. maritima	Сферическая	22.2—23.5	18.5—18.9	5×7	» »
C. litwinowii	»	21.2—21.9	17.3—17.6	7×8	» »
Секция *Flavocrambe*					
C. gordjaginii	Сферическая	20.1—20.7	19.2—19.7	9×10	**Лакуновидная**

Вид	Форма пыльцевых зерен	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Число ячей на единицу поверхности (8.5×13.0 мкм)	Подтипы сетчатой скульптуры
Секция *Astrocrambe*					
C. schugnana	Эллипсоидальная	20.0—21.9	18.9—19.5	7×8	Узорчатая (звездчатая)
Секция *Orientecrambe*					
C. orientalis	Эллипсоидальная	30.1—30.3	20.1—20.9	6×7	Лакунарная
C. aculeolata	»	27.0—27.4	19.2—19.3	6×8	»
C. juncea	»	27.2—27.9	18.4—19.0	6×9	»
C. persica	»	27.3—27.7	19.1—19.5	6×8	»
C. armena	»	29.3—29.9	20.3—20.7	7×8	»
C. edentula	»	19.5—19.8	15.0—15.6	7×9	»
C. koktebelica	Сферическая	19.1—19.3	16.0—16.3	6×7	»
C. hedgei	»	20.2—20.4	16.3—16.7	7×8	»
Секция *Leptocrambe*					
C. filiformis	Эллипсоидальная	23.2—23.9	18.8—19.3	7×9	Узорчатая
C. hispanica	»	25.2—27.4	18.9—20.6	7×8	»
C. kilimand-scharica	»	25.0—26.5	19.6—20.7	8×9	»
Секция *Dendrocrambe*					
C. strigosa	Сферическая	20.2—20.9	18.2—18.6	7×8	Скрытосглаженная
C. laevigata	»	21.3—21.7	19.5—20.0	8×9	То же
C. fruticosa	»	21.1—21.6	19.3—20.0	7×8	» »

обнаружены существенные различия между секциями. Так, например у видов секции *Leptocrambe* (табл. I, *6*; табл. II, *2*) признаки пыльцы весьма стабильны и несомненно подтверждают естественность секции в принятых нами границах. Столь же определенно можно говорить об однородности секции *Dendrocrambe* (табл. I, *1*; табл. II, *7*). Однако в других группах (*Crambe* и *Orientocrambe*) мы обнаружили явную разнородность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М., Манукян Л. К. Род *Crambe* L. // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1966. Т. 5. С. 298—299. — *Буш Н. А.* Flora *Caucasica critica*. Юрьев, 1910. Ч. 3, вып. 4. 820 с. — *Васильев В. Ф.* Обзор видов катрана (*Crambe* L.) // Записки Воронежск. с.-х. ин-та, 1950. Т. 23, вып. 1. С. 41—57. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 747 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 2-е изд. Т. 4. 333 с. — *Куприянова Л. А.* Сем. *Brassicaceae* Burnen. — Капустовые // Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. Т. 1. С. 67—77. — *Черняковская Е. Г.* Род *Crambe* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 8. С. 473—491. — *Чигуряева А. А.* Морфология пыльцы семейства *Cruciferae* // Морфология пыльцы и спор современных растений. Л.: Наука, 1973. С. 93—98. — *Халилов И. И.* Три новые секции рода

Crambe (*Brassicaceae*) //Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 78—79. — *Ball P. W. Crambe* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1964. Vol. 1 P. 344—345. — *De Candolle A. P.* Regni vegetabilis systema naturalis. Parisiis. 1821. Vol. 2. 745 p. — *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni Vegetabilis. Parisiis. 1824 Part 1. 748 p. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis // New. ser. Pl. Sci. Books. 1943. Vol. 12. 293 p. — *Hedge J. Crambe* L. // Flora Iranica. Graz—Austria: Acad. Druck. u. Verlagsanstait, 1968. N 57. S. 45—48. — *Prantl K. Cruciferae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin, 1891. S. 145—206. — *Schulz O. E. Crambe* L. // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig: Endelmann, 1919. Hf 70. S. 228—249.

Ботанический журнал им. В. Л. Комарова
АН СССР
Ленинград

Получено 24 XI 1989

УДК 576.312.37 : 582.475.2

Е. Н. Муратова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) В РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА

E. N. MURATOVA. KARYOLOGICAL STUDIES IN *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) FROM DIFFERENT PARTS OF ITS AREA

Представлены результаты кариологического исследования лиственницы сибирской в различных частях ее ареала. Выявлены геномные мутации, хромосомные перестройки типа кольцевых и полицентрических хромосом, изменчивость нуклеолярных районов.

Род *Larix* Mill. включает около 20 видов, многие из которых имеют гибридное происхождение (Бобров, 1978). К настоящему времени число хромосом известно почти для всех представителей этого рода и составляет в диплоидном наборе 24 (2n=24). Морфология хромосом описана примерно у половины видов; более детальные исследования проведены только для небольшого их числа (Šimak, 1962, 1964, 1966; Круклис, 1970, 1974; Ильченко, 1973; Бударагин, 1980; Муратова, Чубукина, 1985).

Кариотип лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb. изучался и ранее (Šimak, 1964; Круклис, 1974; Бударагин, 1980; Zhang et al., 1985), однако эти исследования не охватывали всего обширного ареала вида. Лиственница сибирская произрастает в Восточном Казахстане и в Сибири: на севере — до низовьев Енисея, на юге — по всему Алтаю, на востоке — до Южного Забайкалья. За пределами СССР данный вид встречается на северо-западе Монголии и на востоке Джунгарии (Бобров, 1978).

Лиственница, произрастающая на северо-востоке европейской части СССР, выделена Н. В. Дылисом (1947) в самостоятельный вид *L. sukaczewii* Dylis, хотя это и оспаривается многими исследователями (Бобров, 1978). В настоящем сообщении представлены результаты кариологического анализа *L. sibirica* из разных популяций Казахстана, Сибири и МНР. Кариотип отдельных популяций *L. sukaczewii* изучен нами ранее (Муратова, Чубукина, 1985).

Материал и методика

Материалом для работы послужили семена лиственницы, собранные в Маркакольском и Зайсанском лесхозах Восточно-Казахстанской обл., Сонском лесхозе Хакасской автономной обл. Красноярского края, Закаменском лесхозе Бурятской

АССР, Балгазынском и Шагонарском лесхозах Тувинской АССР. Кроме того, использовались семена, собранные лесным отрядом Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции в следующих районах МНР (горная система Хангай): окр. г. Тосонцэнгел (Дзабханский аймак, Завханский лесхоз) на выс. 1800—2000 м над ур. м.: пойма р. Чулуут на выс. 2200 м над ур. м. (Арахангайский аймак); на верхней границе леса около перевала Солготоин-Даба на выс. 2400 м над ур. м. (Арахангайский аймак).

Кариологический анализ производили по общепринятой для хвойных методике (Правдин и др., 1972). Для сокращения хромосом использовали 1%-ный колхицин. Проростки фиксировали смесью спирт—ледяная уксусная кислота (3 : 1), окрашивали ацетогематоксилином и готовили давленые препараты стандартным способом. Для окраски ядрышек применяли методику фиксации по J. A. Rattenbury (1952); в качестве красителя — гематоксилин.

Пластинки с хорошим разбросом хромосом фотографировали. Хромосомы измеряли на микрофотографиях, затем определяли абсолютную длину (L^a, мкм), относительную длину (L^r, %) и центромерный индекс как отношение короткого плеча к длине хромосомы (I^c, %). У хромосом с вторичными перетяжками вычисляли локализацию перетяжки — отношение расстояния от перетяжки до центромеры к длине плеча (sc, %). Классификацию хромосом по центромерному индексу производили в соответствии с рекомендациями В. Г. Грифа и Н. Д. Агаповой (1986).

Результаты исследований и их обсуждение

Число хромосом лиственницы сибирской одинаково (2n=24) в различных частях ареала вида. Хромосомный набор *L. sibirica* представлен на рис. 1, *а*. Изучение южных популяций (шагонарской в Туве и тосонцэнгелской в МНР) показало наличие миксоплоидии: при числе хромосом 2n=24 отдельные клетки имели удвоенный набор 2n=48 (рис. 1, *б*). В некоторых проростках процент клеток с 2n=48 был значительным. В образцах из МНР (Солготоин-Даба) отмечены единичные клетки с 2n=25.

По заключению А. К. Буториной (1989), миксоплоидия неспециализированных тканей является важным фактором эволюции древесных. У многих видов, в том числе и у лиственницы, она часто связана с гибридизацией (Illies, 1969; Буторина и др., 1987). Встречаемость полиплоидных клеток у *L. sibirica* из южных популяций возможно объясняется близким расположением этих популяций к зоне гибридизации между *L. sibirica* и *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. Кроме того, миксоплоидия может наблюдаться при изменении и особенно резком ухудшении условий произрастания (Кунах, 1980).

По основным морфологическим типам хромосом различий между изученными популяциями не обнаружено. Для измерения хромосом использовались образцы из Зайсана. С этой целью было выбрано 26 метафазных пластинок, суммарная длина хромосом которых варьировала от 253.6 до 350.7 мкм. Поликариограмма построена по 14 пластинкам в интервале спирализации 275.0—320.0 мкм (рис. 2, *а*). На поликариограмме (рис. 2, *б*) длинные метацентрические хромосомы I—VI пар образуют одну группу, короткие субметацентрические VII—XII пар — вторую.

Две пары крупных хромосом имеют вторичные перетяжки. По средним морфометрическим параметрам эти хромосомы самые длинные в наборе ($L^a = 15.3 \pm 0.17$ мкм) и не различаются между собой даже по такому признаку, как локализация вторичной перетяжки (sc = 62.8%). Средняя длина остальных пяти пар метацентрических хромосом без вторичных перетяжек несколько ниже ($L^a = 14.4 \pm 0.12$ мкм). Однако если в исследованных метафазах рас-

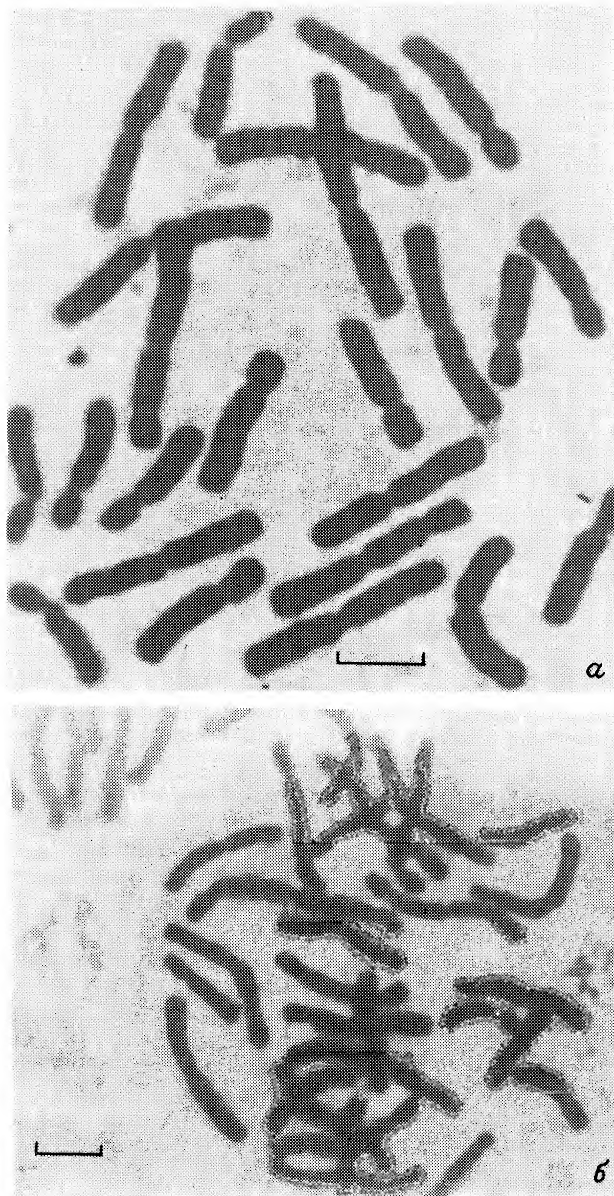


Рис. 1. Хромосомный набор *Larix sibirica*. Окраска ацетогематоксилином.

а — пластинка с диплоидным набором (2n = 24); *б* — пластинка с тетраплоидным набором из тосонцэнгелской популяции (2n = 48). Масштабная линейка: *а* — 5 мкм, *б* — 10 мкм.

пределить все хромосомы по длине с 1-й по 24-ю, то хромосомы с вторичной перетяжкой чаще всего занимают места 3, 4, 5 и 6, что соответствует II и III парам хромосом.

В связи с этим в табл. 1, где представлена биометрическая обработка параметров хромосом лиственницы сибирской, приведены средние значения для всех метацентрических и отдельно для субметацентрических хромосом. Кариотип *L. sibirica*, систематизированный по результатам поликариограммного

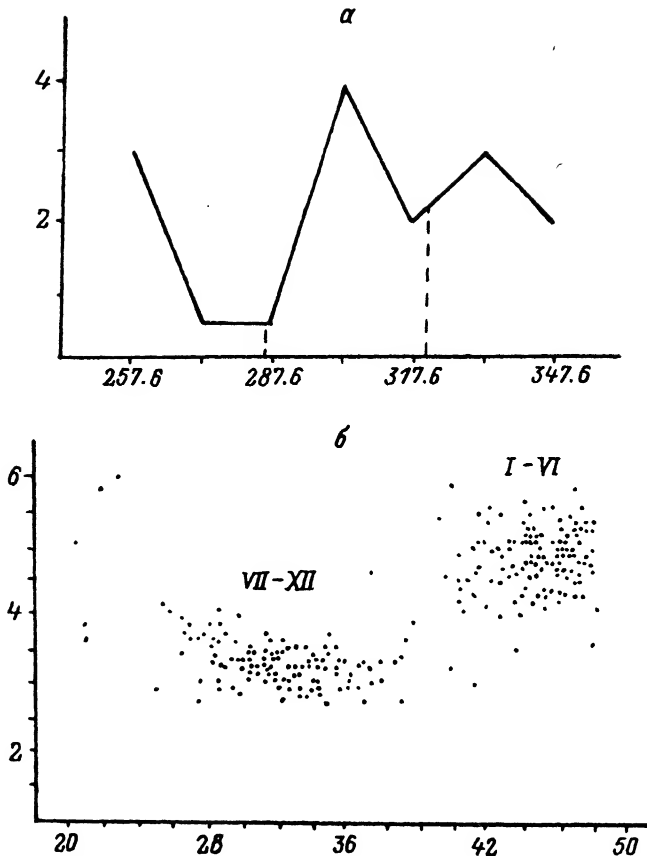


Рис. 2. Изменчивость суммарной длины хромосом диплоидного набора (*а*) и поликариограмма (*б*) *Larix sibirica*.

По оси абсцисс: *а* — суммарная длина набора, *б* — центромерный индекс. *По оси ординат*: *а* — частота встречаемости, *б* — относительная длина хромосом. I—XII — номера хромосом.

анализа, дан на рис. 3, идиограмма, построенная по абсолютной длине хромосом, — на рис. 4.

При исследовании семенного потомства лиственницы сибирской из нескольких популяций установлены отклонения от нормальной морфологии хромосом, выражающиеся в наличии полицентрических хромосом и кольцевых структур разного типа. Хромосомные аномалии имелись в отдельных клетках. Как видно из табл. 2, процент этих клеток в разных популяциях варьировал от 0.2 (сонская) до 5.5 (зайсанская).

Встречались кольцевые хромосомы и ацентрические кольца (редко 2—3, как, например, в зайсанской и чулуутской популяциях); в маркакольской популяции обнаружена кольцевая хромосома, надетая на обычную палочкообразную. Появление кольцевых хромосом не приводило к изменению соматического числа. При наличии дицентрической хромосомы происходило уменьшение до 2n=23, но количество центромер оставалось равным 24. Отмечены одновременно кольцевая и дицентрическая хромосомы (чулуутская популяция), а в одном случае — трицентрическая хромосома (тосонцэнгелская популяция). Часто в пластинках с полицентрическими хромосомами присутствовали фрагменты. Хромосомные перестройки в кариотипе лиственницы сибирской представлены на таблице-вклейке.

ТАБЛИЦА 1

Морфометрическая характеристика хромосом *Larix sibirica*

№ хромосом	Абсолютная длина хромосом, мкм		Относительная длина хромосом, %		Центромерный индекс, %		Локализация вторичной перетяжки, %	
	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	V	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	V	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	V	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	V
I	14.7±0.14	8.5	4.6±0.03	6.1	47.0±0.27	4.4	—	
II—III	14.7±0.14	8.5	4.6±0.03	6.1	47.0±0.27	4.4	62.8±0.41	5.1
IV—VI	14.7±0.14	8.5	4.6±0.03	6.1	47.0±0.27	4.4	—	
VII—XII	10.1±0.08	9.8	3.1±0.02	7.2	32.3±0.26	9.9	—	

Примечание. Суммарная длина диплоидного набора хромосом 297.1±2.56 мкм.

ТАБЛИЦА 2

Анализ хромосомных нарушений в семенном потомстве *Larix sibirica* из разных популяций

Популяция, страна	Исследовано проростков	Исследовано метафазных клеток	Метафазы с нарушениями	
			число	процент
Маркакольская, СССР	24	103	4	3.9
Зайсанская, СССР	35	306	17	5.5
Сонская, СССР	48	521	1	0.2
Закаменская, СССР	42	351	2	0.6
Балгазынская, СССР	35	400	4	1.0
Шагонарская, СССР	43	526	10	1.9
Чулуутская, МНР	22	145	7	4.8
Тосонцэнгелская, МНР	38	352	5	1.4
Солготоин-Дабинская, МНР	31	340	3	0.9

Кольцевые и полицентрические хромосомы обнаружены у ряда хвойных: *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. (Скупченко, 1975; Буторина и др., 1979; Сунцов, 1984; Медведева, Муратова, 1987; Муратова, 1988). В роде *Larix* они найдены нами впервые (Муратова, 1983);



Рис. 3. Кариотип *Larix sibirica*, систематизированный по данным поликариограммного анализа. I—XII — номера хромосом. Масштабная линейка — 10 мкм.

кроме *L. sibirica* хромосомные перестройки отмечены у *L. sukaczewii* (Муратова, Чубукина, 1985). Причины образования и роль их в естественных условиях изучаются. У лиственницы сибирской наибольший процент аномальных клеток обнаружен в образцах из двух популяций Казахстана (маркакольской и зайсанской) и одной популяции МНР (чулуутской).

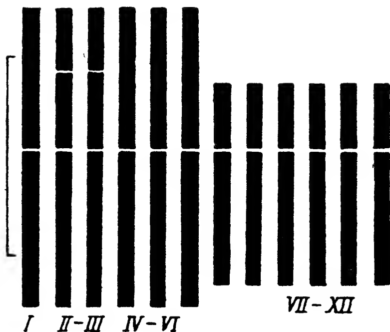


Рис. 4. Идиограмма *Larix sibirica*.

I—XII — номера хромосом. Масштабная линейка — 10 мкм.

Как уже отмечалось, в кариотипе *L. sibirica* имеется две пары хромосом с вторичными перетяжками. Максимальное количество ядрышек в интерфазных ядрах — 4, что соответствует числу вторичных перетяжек в метафазных хромосомах. Таким образом, этот вид имеет 2 пары ядрышкообразующих хромосом. Так как ядрышки могут сливаться, в разных популяциях только 8.0—18.5% ядер содержит по 4 ядрышка, остальные — 1, 2 или 3 (табл. 3).

Ядрышковый организатор представляет собой сложную полигенную систему, включающую блоки рибосомных генов (Босток, Самнер, 1981). Величина ядрышек неодинакова даже в пределах одной клетки, также варьирует и величина сегмента, отделенного вторичной перетяжкой. Возможно, это объясняется различной функциональной активностью рибосомных генов. Спектр морфологического разнообразия вторичных перетяжек лиственницы сибирской представлен на рис. 5, разное число ядрышек в интерфазных ядрах — на рис. 6.

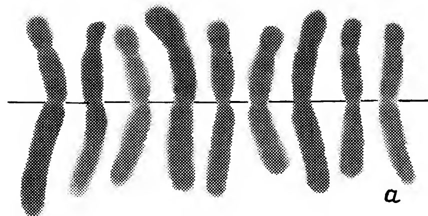
В табл. 4 представлены значения ядерно-ядрышкового отношения у лиственницы. Имеются данные, что снижение этого показателя в определенной степени отражает более высокий уровень биосинтетических процессов (Шахбазов, Шестопалова, 1971). Самое высокое значение установлено для маркакольской популяции СССР, самое низкое — для чулуутской популяции МНР. Нужно отметить, что все монгольские популяции характеризуются низким значением ядерно-ядрышкового отношения. В целом изученные популяции различаются и по этому признаку.

Анализ образцов из разных популяций показал, что только 1.4—35.6% метафаз имеет по 4 хромосомы с вторичными перетяжками, остальные — 1, 2 или 3 (табл. 5). При этом самое большое число клеток содержит 2—3 хромосомы с вторичными

ТАБЛИЦА 3

Частота встречаемости ядрышек в интерфазных ядрах разных популяций *Larix sibirica*

Популяция	Число изученных ядер	Частота встречаемости ядер, % с числом ядрышек				Среднее число ядрышек на ядро
		1	2	3	4	
Маркакольская	150	14.0	33.3	36.0	16.7	2.6
Зайсанская	150	12.0	35.3	36.7	16.0	2.7
Сонская	130	10.8	32.3	38.5	18.5	2.6
Закаменская	500	15.0	41.8	35.2	8.0	2.4
Балгазынская	300	11.0	33.3	46.6	9.0	2.5
Шагонарская	250	9.2	35.2	44.0	11.6	2.6
Чулуутская	150	16.0	34.0	34.0	16.0	2.5
Тосонцэнгелская	500	17.0	42.0	29.0	12.0	2.4
Солготоин-Дабинская	500	18.0	45.0	25.0	12.0	2.3





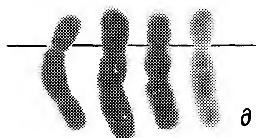
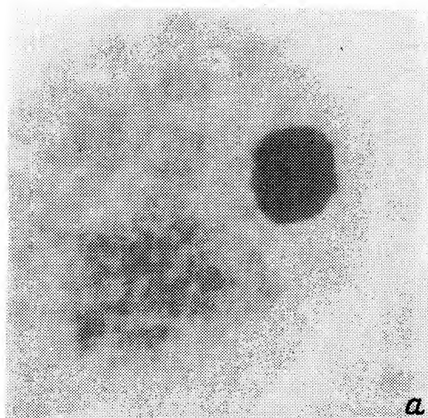


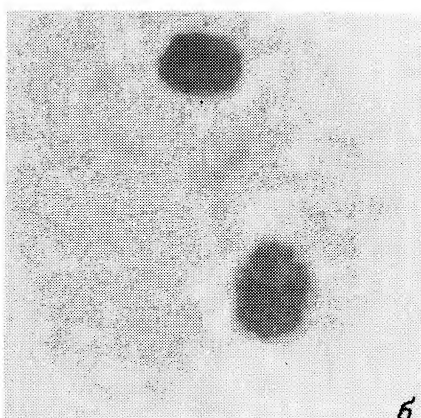
Рис. 5. Спектр морфологического разнообразия хромосом с вторичными перетяжками у *Larix sibirica*.

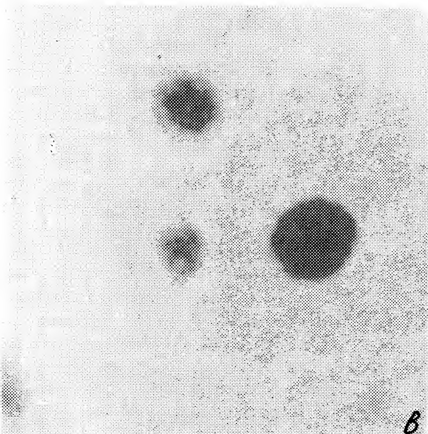
а — метацентрические хромосомы с одной вторичной перетяжкой; *б* — метацентрическая хромосома с двумя вторичными перетяжками на одном плече; *в* — метацентрическая хромосома с вторичными перетяжками на обоих плечах; *г* — метацентрическая хромосома с одной вторичной перетяжкой на одном плече и двумя вторичными перетяжками на другом; *д* — субметацентрические хромосомы с вторичной перетяжкой на длинном плече.

перетяжками, за исключением закаменской и шагонарской популяций, где максимальный процент приходится на клетки с 3—4 хромосомами. В маркакольской и балгазынской популяциях свыше 20% метафаз имеет только одну хромосому с вторичной перетяжкой, в других популяциях таких клеток менее 13%, а в солготоин-дабинской нет совсем. В ряде популяций отмечены пластинки, в хромосомах которых вторичные перетяжки не просматривались.

Во всех изученных популяциях, кроме маркакольской и балгазынской, отмечены







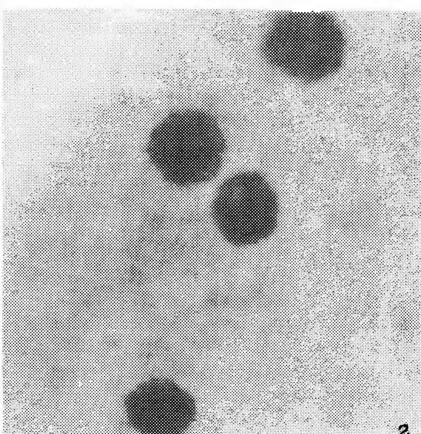


Рис. 6. Разное число ядрышек (*а—г*) в интерфазных ядрах *Larix sibirica*.

ТАБЛИЦА 4

Ядерно-ядрышковое отношение в разных популяциях *Larix sibirica*

Популяция	Площадь ядра	Площадь ядрышка	Ядерно-ядрышковое отношение
Маркакольская	16.4	0.9	18.2
Зайсанская	11.9	1.2	9.9
Сонская	7.5	0.7	7.1
Закаменская	6.0	0.5	10.9
Балгазынская	8.3	0.9	9.2
Шагонарская	7.9	0.8	9.8
Чулуутская	10.5	1.8	5.8
Тосонцэнгелская	9.1	1.5	6.1
Солготоин-Дабинская	8.8	1.3	6.8

ТАБЛИЦА 5

Частота встречаемости (%) метафазных пластинок, имеющих хромосомы с вторичными перетяжками в популяциях *Larix sibirica*

Популяция	Исследовано проростков	Исследовано клеток	Число хромосом с вторичными перетяжками, %							Среднее число вторичных перетяжек
			0	1	2	3	4	5	6	
Маркакольская	27	209	0.9	24.0	31.1	30.0	14.0	—	—	2.3
Зайсанская	35	174	—	12.6	34.5	33.3	16.1	3.5	—	2.6
Сонская	48	104	0.9	4.8	23.1	49.0	20.3	1.9	—	2.9
Закаменская	42	88	3.4	10.2	17.0	29.5	34.1	5.7	—	3.0
Балгазынская	35	105	0.9	27.6	35.0	35.0	1.5	—	—	2.1
Шагонарская	43	73	—	8.2	8.2	35.6	35.6	8.2	4.1	3.4
Чулуутская	22	135	—	5.2	31.1	38.5	23.7	1.5	—	2.8
Тосонцэнгелская	38	93	—	10.7	20.4	40.9	24.7	2.1	1.1	2.9
Солготоин-Дабинская	31	99	5.3	—	31.6	42.1	15.8	5.3	—	2.8

пластинки с вторичными перетяжками в 5 хромосомах, а в шагонарской и тосонцэнгелской — в 5 и 6. У метацентрических хромосом наблюдались двойные перетяжки, а также перетяжки на двух плечах. В шагонарской популяции имелась хромосома с двумя вторичными перетяжками на одном плече и одной перетяжкой на другом. В отдельных случаях вторичные перетяжки встречались у субметацентрических хромосом: чаще по одной на длинном плече, реже по две (шагонарская, балгазынская, солготоин-дабинская популяции), еще реже — по одной на коротком плече (чулуутская популяция). В зайсанской популяции в нескольких случаях отмечены «классические» спутники.

Описанные перетяжки, по-видимому, не являются ядрышкообразующими, так как ни в одной из популяций не наблюдалось более четырех ядрышек. Об этом свидетельствует также низкая частота встречаемости отмеченных перетяжек. Подобное явление известно у сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (Бударагин, 1973), кедра корейского *P. koraiensis* Siebold et Zucc. (Муратова, 1979), других видов хвойных (Hunziker, 1961; Thomas, Goggans, 1972).

Изучение кариотипа ячменя показало, что присутствие вторичных перетяжек на двух плечах хромосом может быть вызвано транслокацией (Nicoloff et al., 1977), а две перетяжки на одном плече, по мнению А. К. Буториной (1989), могут объясняться инверсией ядрышкового организатора. Связаны ли дополнительные перетяжки хромосом лиственницы с перестройками — покажут дальнейшие исследования. Кроме рода *Larix* аналогичные перетяжки описаны у хромосом *Pinus* (Бударагин, 1973; Муратова, 1983; Сунцов, 1984).

По основным морфологическим типам хромосом лиственница сибирская проявляет сходство с другими представителями рода *Larix*. Кариотипы всех изученных видов включают шесть пар длинных метацентрических и шесть пар коротких субметацентрических хромосом, различаясь по числу вторичных перетяжек (Šimak, 1966; Круклис, 1970, 1974; Ильченко, 1973; Бударагин, 1980; Козубов, Завинская, 1983; Ильченко, Гамаева, 1984; Муратова, Чубукина, 1985; Zhang et al., 1985).

Большой интерес представляет сравнение кариотипов двух близкородственных видов — лиственниц сибирской и Сукачева. Специальное исследование M. Šimak (1964) не показало различий в морфологии хромосом между этими видами. Результаты наших исследований *L. sibirica* и *L. sukaczewii* из разных популяций также показали большое сходство между ними. Оба вида имеют две пары нуклеолярных хромосом; в разных популяциях соотношение хромосом с вторичными перетяжками варьирует. У обоих видов отмечены структурные мутации типа кольцевых и полицентрических хромосом.

Кроме сходства имеются и некоторые различия. Кариотипы этих видов различаются по числу идентифицируемых групп хромосом: у лиственницы сибирской субметацентрические хромосомы образуют одну группу, а у лиственницы Сукачева — две. Различаются они и по длине хромосом: общая длина хромосом *L. sukaczewii* составляет 220.2 мкм, *L. sibirica* — 297.1 мкм. Применение методов многомерного анализа выявило различия между ними по центромерному индексу (Муратова и др., 1988). Таким образом, кариотипы *L. sukaczewii* и *L. sibirica* при большом сходстве обнаруживают и определенные различия. При обсуждении вопроса о видовой самостоятельности лиственницы Сукачева эти данные должны быть приняты во внимание вместе с результатами других методов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Босток К., Самнер Э.* Хромосома эукариотической клетки. М.: Мир, 1981. 508 с. — *Бударагин В. А.* Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в Северном и Центральном Казахстане // Генетика. 1973. Т. 9, № 9. С. 41—52. — *Бударагин В. А.* Кариотипы основных хвойных видов Казахстана // Защитное лесоразведение и вопросы селекции в Северном Казахстане. Т. 2. Алма-Ата: Кайнар, 1980. С. 116—122. — *Буторина А. К.* Факторы эволюции кариотипов древесных // Усп. совр. биол. 1989. Т. 108, вып. 3 (6). С. 342—357. — *Буторина А. К., Дерюжкин Р. И., Мурая Л. С., Сиволапов А. И., Иджомах Дж.* Цитологические особенности гетерозисной лиственницы // Лесоведение. 1987. № 4. С. 82—86. — *Буторина А. К., Мурая Л. С., Исаков Ю. Н.* Спонтанный мутагенез у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Первый случай обнаружения мутанта с кольцевой и добавочной хромосомами // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 4. С. 977—979. — *Гриф В. Г., Агапова Н. Д.* К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 4. С. 550—553. — *Дылис Н. В.* Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М.: Изд-во МОИП, 1947. 137 с. — *Ильченко Т. П.* Сравнительный кариологический анализ лиственниц Приморья // Лесоведение. 1973. № 6. С. 69—72. — *Ильченко Т. П., Гамаева С. В.* Анализ кариотипов некоторых хвойных Дальнего Востока // Лесохозяйственные исследования на Дальнем Востоке. Уссурийск: Изд-во Приморского с.-х. ин-та, 1984. С. 62—67. — *Козубов Г. М., Завинская Н. С.* Сравнительный анализ кариотипов сосны обыкновенной, ели обыкновенной и лиственницы европейской, произрастающих в районе Украинских Карпат // Лесное хозяйство, лесная, бумажная и деревообрабатывающая промышленность: Респ. межвед. сб. Киев: Будівельник, 1983. № 14. С. 20—23. — *Круклис М. В.* Кариологическое исследование лиственницы даурской (*Larix dahurica* Turcz.) // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970. С. 39—46. — *Круклис М. В.* Кариологические особенности лиственницы Чекановского (*Larix czekanowskii* Sz.) // Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1974. С. 11—19. — *Кунах В. А.* Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика. 1980. Т. 14, № 1. С. 73—81. — *Медведева Н. С., Муратова Е. Н.* Кариологическое исследование ели

сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Якутской АССР // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1987. Вып. 1, № 6. С. 15—21. — *Муратова Е. Н.* Кариотипы кедровых сосен. 2. Кариотип *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. // Цитология. 1979. Т. 21, № 7. С. 849—855. — *Муратова Е. Н.* Особенности ядрышкообразующих хромосом у представителей рода *Pinus* L. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. № 5. С. 700—712. — *Муратова Е. Н.* Цитогенетическая структура популяции сосны обыкновенной в экстремальных условиях // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1988. Ч. 1. С. 133—134. — *Муратова Е. Н., Кравцов Б. А., Любшина Е. В.* Применение методов многомерного анализа в кариологии хвойных (на примере лиственницы) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 4. С. 594—601. — *Муратова Е. Н., Чубукина Н. Е.* Кариологическое исследование лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* N. Dyl.). Нуклеолярные районы и структурные перестройки // Цитология и генетика. 1985. Т. 19, № 6. С. 419—425. — *Правдин Л. Ф., Бударагин В. А., Круклис М. В., Шершукова О. П.* Методика кариологического изучения хвойных пород // Лесоведение. 1972. № 2. С. 67—75. — *Скупченко Л. А.* Кариотип ели сибирской на севере Коми АССР // Лесоведение. 1975. № 2. С. 70—74. — *Сунцов А. В.* Цитогенетика и эмбриология сосны обыкновенной в изолированных популяциях Центральной Тувы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1984. 16 с. — *Шахбазов В. Г., Шестопалова Н. Г.* Некоторые особенности ядрышка и ядра в клетках гибридного лука // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196, № 5. С. 1207—1208. — *Hunziker J. H.* Estudos cromosómicos en *Cupressus et Libocedrus* (*Cupressaceae*) // Rev. Invest. agric. 1961. T. 15, N 2. P. 169—185. — *Illies Z. M.* Two aneuploid generations of larch hybrids deriving from colchicine-induced *Larix* sp. // Papers 2-nd FAO — IUFRO World Consult.: Forest Tree Breed. Washington. 1969. N FO—FTB 69-8/6. P. 6. — *Nicoloff H., Anastassova-Kristeva M., Künzel G.* Changes in nucleolar organizer activity due to segmental interchanges between satellite chromosomes in barley // Biol. Zbl. 1977. Bd 96, Hf 2. S. 223—227. — *Rattenbury J. A.* Specific staining of nucleolar substance with aceto-carmin // Stain Technol. 1952. Vol. 27, N 2. P. 113—120. — *Šimak M.* Karyotype analysis of *Larix decidua* Mill. from different provenances // Medd. Statens Skogsforskningsinstitut. 1962. N 51. 22 p. — *Šimak M.* Karyotype analysis of Siberian larch (*Larix sibirica* Ldb. and *Larix sukaczewii* Dyl.) // Stud. Forest. Suec. 1964. N 17. 15 p. — *Šimak M.* Karyotype analysis of *Larix griffithiana* Carr. // Hereditas. 1966. Bd 56, Hf 1. S. 137—141. — *Thomas G. E., Goggans J. F.* A karyotype study of *Cupressus* indigenous to the southwestern United States // Circ. Agric. Expt. Stat. Auburn Univ. 1972. N 201. 22 p. — *Zhang X. F., Zhuo L. H., Li M. X.* Karyotype studies on five *Larix* species // Hereditas (Ichuan). 1985. Vol. 7, N 3. P. 9—11.

Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева
СО АН СССР
Красноярск

Получено 30 V 1990

УДК 582.893 : 632.651 : 632.212

С. А. Субботин, Т. С. Иванова

СТРОЕНИЕ ГАЛЛОВ НА ЛИСТЬЯХ *FERULA KUHISTANICA* (*APIACEAE*), ИНДУЦИРОВАННЫХ ФЕРУЛОВОЙ НЕМАТОДОЙ

S. A. SUBBOTIN, T. S. IVANOVA. THE STRUCTURE OF GALLS ON LEAVES OF *FERULA KUHISTANICA* (*APIACEAE*) INDUCED BY HETEROANGUINA FERULAE

Изучено строение галлов, сформированных фитопаразитической нематодой Heteroanguina ferulae на листьях ферулы. Показаны различия в строении патологических новообразований, индуцированных различными ангвининами.

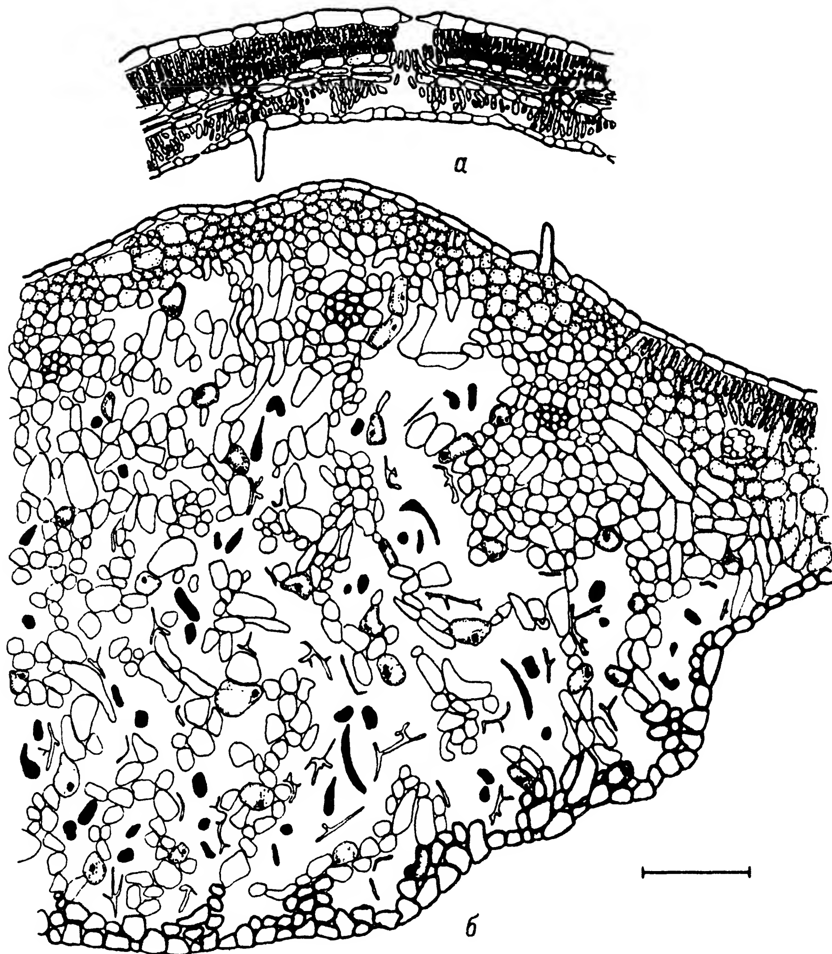
Нематоды подсемейства Anguininae (Tylenchida, Nematoda) — ангвинины являются высокоспециализированными паразитами, вызывающими образование специфических галлов на различных органах цветковых растений. Среди галлообразующих нематод в подсемействе насчитывается 24 вида, которые относятся к 4 родам: Anguina, Subanguina, Heteroanguina, Mesoanguina (Чижов, Субботин, 1990). Инвазионные личинки нематод, проникая в молодые растения, вызывают гипертрофию и гиперплазию тканей и клеток хозяина, формирование галлов, внутри которых развиваются паразиты. Строение галлов, индуцированных различными ангвининами, интенсивно изучалось многими исследователями (Goodey T., 1933, 1938; Goodey J., 1948; Соловьева, Коваленко, 1980, и др.). Хотя разные виды ангвинин индуцируют образование галлов в определенных органах растений, общий план строения этих новообразований во многом сходен. Как показали исследования, нематоды питаются, высасывая содержимое так называемых питающих клеток, обычно выстилающих полость галлов.

Целью настоящей работы было изучение патоанатомических и цитологических особенностей строения листовых галлов, образованных феруловой гетероангвиной, одной из примитивных представителей подсемейства Anguininae.

Феруловая гетероангвина Heteroanguina ferulae (Иванова, 1977; Чижов, Субботин, 1985), обнаруженная в горных районах Таджикистана, паразитирует на двух видах рода *Ferula*. Нематода вызывает на листьях растений образование зеленовато-желтых, иногда красноватых галлов. Эти патологические новообразования имеют размеры 3—7 мм, некоторые из них, сливаясь, образуют сингаллы, которые достигают 7—10 мм дл. В разрыхленной паренхиме галла располагаются многочисленные личинки и взрослые особи нематод (Иванова, 1977, 1981).

Материалы и методы

Зараженные нематодой и здоровые листья растений *Ferula kuhistanica* Korov. собирали в конце мая 1988 г. в ущелье Кондара на склоне Гиссарского хр. Галлы фиксировали 2.5%-ным раствором глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH=7.2) и 1%-ным раствором четырехокиси осмия, обезвоживали в этаноле и заключали в смесь эпоксидных смол. Срезы корней изготовляли на ультрамикротомах БС-490 А и ЛКБ 2088. Полутонкие срезы окрашивали раствором метиленового синего и исследовали под световым микроскопом МБИ-15-2. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, просматривали и фотографировали под трансмиссионным электронным микроскопом Tesla BS-500.



Поперечный срез листа *Ferula kuhistanica* и галла, индуцированного феруловой нематодой.
а — лист, *б* — галл. Масштабная линейка — 200 мкм.

Результаты и обсуждение

Рассмотрим строение здорового листа ферулы и галла, индуцированного феруловой гетероангвиной.

Лист ферулы. Эпидерма однослойная, на нижней стороне листа эпидермальные клетки имеют меньший размер (см. рисунок, *а*). Устьица встречаются на обеих сторонах листа (амфистоматический лист). На нижней эпидерме располагаются одноклеточные волоски. Мезофилл представлен в основном палисадной паренхимой. Верхняя (адаксиальная) палисадная ткань 2-слойная, состоит из компактно расположенных вытянутых клеток с многочисленными хлоропластами. Нижняя (абаксиальная) палисадная паренхима 1- или 2-слойная, имеет менее вытянутые клетки. Губчатая паренхима слаборазвита. Проводящие пучки локализованы в мезофилле, окружены паренхимными клетками, образующими обкладку пучка. В выступах жилок под эпидермой располагаются толстостенные клетки колленхимы.

Галл. Эпидерма галла однослойная, некоторые эпидермальные клетки гипертрофированы, имеют утолщенные стенки (см. рисунок, *б*). Число устьиц

на обеих поверхностях галла значительно меньше чем на неповрежденной пластинке листа. На нижней и верхней сторонах галла располагаются единичные одноклеточные волоски. Верхняя палисадная паренхима рыхлая, представлена овальными и округлыми увеличенными клетками. В молодых галлах эта ткань имеет до десяти слоев клеток, в старых в некоторых местах может быть полностью разрушена. Основную часть галла занимают гиперплазированные дедифференцированные клетки, возникающие вероятно из клеток нижней палисадной паренхимы и паренхимных клеток обкладки. В многочисленных межклетниках этой ткани располагаются личинки и взрослые особи нематод (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). Вакуолизированные гипертрофированные клетки имеют различную форму. Их длина составляет 68.9±5.0 мкм, ширина — 33.6±1.7 мкм. Размеры нормальных паренхимных клеток в этой зоне листа составляют соответственно 22.0±1.3 мкм и 13.7±0.4 мкм. В различных местах этой ткани располагаются отдельные клетки, содержащие большое количество цитоплазмы, — питающие клетки. Последние имеют увеличенное ядро, многочисленные митохондрии, хлоропласты, слаборазвитую систему эндоплазматического ретикулума (см. таблицу-вклейку, *3*). Обнаружение небольшого количества питающих клеток в галлах связано с анализом в основном уже зрелых патологических новообразований, где питание нематод и функциональная активность питающих клеток снижены. В этот период в галлах можно обнаружить заканчивающих развитие половозрелых самок, самцов и многочисленных инвазионных личинок (Иванова, 1981).

Известно, что питающие клетки индуцируют и седентарные паразитические нематоды, поражающие корни растений. Сравнительный анализ функционирующих питающих клеток, сформированных ангвининами и корневыми седентарными нематодами из различных семейств, показывает, что эти клетки имеют во многом сходную ультраструктуру: содержат увеличенные амебоидные ядра, цитоплазму с многочисленными митохондриями, пластидами и мембранами эндоплазматического ретикулума.

В различных частях галла можно обнаружить остатки клеток, разрушенных в результате питания нематод. Старые галлы, в которых основная ткань разрушена, содержат многочисленные остатки таких клеток. Проводящие пучки в галле гипертрофированы, содержат увеличенное количество флоэмных и ксилемных элементов. Под эпидермой, напротив жилок, располагаются деформированные толстостенные клетки колленхимы.

Таким образом, феруловая гетероангвина индуцирует образование галлов без выраженной внутренней полости и упорядоченного расположения питающих клеток. Сходные по строению галлы формируются и при поражении растений другими представителями рода Heteroanguina. Гетероангвины в морфологическом и биологическом плане наименее специализированная группа в подсемействе Anguininae и наиболее близкая к фитопаразитическим дитиленхам (Чижов, Субботин, 1985, 1990). Галлы, индуцированные гетероангвинами, характеризуются рядом примитивных черт строения. Если дитиленхи вызывают образование утолщений, деформаций различных органов растений, образование мозолевидных структур и крупных галлов, то гетероангвины индуцируют уже настоящие галлы, также без выраженной внутренней полости. Для патологии, вызванной мезоангвинами и ангвинами, характерны относительно мелкие галлы с внутренней полостью, выстланные питающими клетками. Таким образом, галлы, образованные гетероангвинами, можно рассматривать как промежуточный морфо-функциональный тип, сочетающий как примитивные, так и прогрессивные черты строения.

В образованных феруловой гетероангвиной галлах, в межклетниках, разрушенных клетках, трахеальных элементах проводящих пучков видны многочисленные скопления бактерий. Известно, что Anguina tritici и A. agrostis

переносят на поверхности своей кутикулы бактерий из рода Corynebacterium, которые, попадая в растения, заселяют галл, образованный нематодой (Bird, 1981). Обнаружены скопления бактерий и в полости галлов, индуцированных Anguina agropyri в корнях мятлика (Cid del Prado Vera, Maggenti, 1984). Проведенное нами электронномикроскопическое исследование галлов, индуцированных нематодами Heteroanguina graminophila, Mesoanguina picridis и Anguina agropyri в различных растениях-хозяевах: соответственно в вейнике (*Calamagrostis* sp.), васильке (*Centaurea leucophylla* Bieb.) и пырее (*Elytrigia repens* (L.) Nevski.) показало, что в межклетниках и полостях галлов можно обнаружить скопления бактерий. Возможно перенос бактерий ангвининами распространен значительно шире, чем это предполагалось ранее и многие виды способны переносить на своей кутикуле бактерии, которые заселяют галл, образованный нематодой.

Заключение

Фитопаразитическая нематода Heteroanguina ferulae индуцирует на листьях ферулы образование галлов без выраженной внутренней полости и упорядоченного расположения питающих клеток. Питающие клетки содержат увеличенные ядра, многочисленные цитоплазматические органеллы и характеризуются повышенной метаболитической активностью. Галлы, образованные этой нематодой, можно рассматривать как промежуточный морфо-функциональный тип, сочетающий как примитивные, так и прогрессивные черты строения. В различных частях галла обнаружены многочисленные скопления бактерий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова Т. С. Новый вид нематоды — Anguina ferulae Ivanova, sp. nov. (Anguininae: Tylenchida) с ферулы из Таджикистана // Докл. АН ТаджССР. 1977. Т. 20, № 1. С. 65—69. — *Иванова Т. С.* К изучению биологии Anguina ferulae Ivanova, 1977 в условиях ущелья реки Варзоб // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1981. Т. 83, № 2. С. 81—83. — *Соловьева Г. И., Коваленко Т. Е.* Морфоанатомические аберрации листовых пластинок злаков, вызываемые нематодами сем. Anguinidae Nicoll, 1935 в процессе галлогенеза // Строение и продуктивность природных и сеяных лугов. Петрозаводск, 1980. С. 155—166. — *Чижов В. Н., Субботин С. А.* Ревизия нематод подсемейства Anguininae (Nematoda, Tylenchida) на основе их биологических особенностей // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 10. С. 1476—1486. — *Чижов В. Н., Субботин С. А.* Фитопаразитические нематоды подсемейства Anguininae (Tylenchida, Nematoda). Морфология, трофическая специализация, система // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 1. С. 15—26. — *Bird A. F.* The Anguina — Corynebacterium association // Plant parasitic nematodes. New York; London: Acad. Press, 1981. Vol. 3. С. 303—323. — *Cid del Prado Vera, Maggenti A. R.* A new gall-forming species of Anguina Scopoli, 1777 (Nematoda: Anguinidae) on bluegrass, *Poa annua* L., from the coast of California // J. Nematol. 1984. Vol. 16, N 4. P. 386—392. — *Goodey J. B.* The galls caused by Anguillulina balsamophila (Thorne) Goodey on the leaves of *Wyethia amplexicaulis* Nutt and *Balsamorhiza sagittata* Nutt // J. Helminthol. 1948. Vol. 22, N 2. P. 109—116. — *Goodey T.* Anguillulina graminophila n. sp., a nematode causing galls on the leaves of fine bent-grass // J. Helminthol. 1933. Vol. 11, N 1. P. 45—56. — *Goodey T.* Observation on Anguillulina millefolii (Low, 1874) Goodey, 1932, from galls on the leaves of yarrow, *Achillea millefolium* L. // J. Helminthol. 1938. Vol. 16, N 2. P. 93—108.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт гельминтологии
Москва
Институт зоологии и паразитологии
им. Е. Н. Павловского АН Таджикской ССР
Душанбе

Получено 28 XII 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.949.1

А. Л. Буданцев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*). СЕКЦИИ *MACROSTEGIAE* И *SETANEPETA*

A. L. BUDANTSEV. A SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*). THE SECTIONS *MACROSTEGIAE* AND *SETANEPETA*

Представлен систематический обзор (ключи для определения и аннотированные списки) видов секции *Macrostegiae* и вновь выделенной секции *Setanepeta* рода *Nepeta*.

Данная статья является продолжением серии публикаций, посвященных систематике рода *Nepeta* L. — котовник (Буданцев, 1990а, б, 1991).

В обработке рода *Nepeta* для «Флоры Турции» I. Hedge и J. Lamond (1982) отказались от его деления на секции, рассматривая малоазиатские виды в составе 3 групп (A, B и C) без определенного таксономического ранга. Для выделения этих групп были использованы такие признаки, как характер соцветий, размер цветков и окраска венчика. Причем только группа C соответствует секции *Oxynepeta* Benth., в то время как остальные группы составлены видами из разных секций рода, предложенных G. Bentham (1848) и E. Boissier (1879). Такую точку зрения Hedge и Lamond обосновывают тем, что существующие надвидовые классификации *Nepeta* не отражают в полной мере таксономических отношений видов разных групп родства, а границы большинства секций весьма неопределенны в результате полиморфизма многих видов, который довольно часто является следствием гибридизационных процессов. Придерживаясь традиционного подхода в систематике котовников, мы не можем, однако, не согласиться с мнением этих авторов относительно сложности выделения надвидовых категорий рода в связи со слабой в целом морфологической дифференциацией многих его групп. С другой стороны, многие виды рода во флоре Турции представляют собой связующие звенья между группами, распространенными к востоку (от Афганистана до Западных Гималаев) и к западу (Западное Средиземноморье) от Малой Азии. Примером этого могут служить виды секции *Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f. и вновь выделенной секции *Setanepeta* A. Budantz.

В состав секции *Macrostegiae* в принятом здесь объеме входят виды 3 групп родства: виды, близкие к *N. italica* L. (*N. sulphuliflora* P. H. Davis, *N. pilinux* P. H. Davis, *N. flavida* Hub.-Mor. и *N. sheilae* Hedge et King), балканские *N. sibthorpii* Benth., *N. sphaciotica* P. H. Davis и *N. camphorata* Boiss et Heldr., а также малоазиатские *N. isaurica* Boiss. et Heldr. ex Benth. и *N. phyllochlamys* P. H. Davis. По форме прицветников (ланцетные, продолговато-эллиптические, по краю часто окаймленные) некоторые представители этой секции, в частности *N. italica* и *N. sibthorpii*, близки к ирано-афганскому комплексу *N. juncea* Benth. секции *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f. Кроме того, по форме соцветия и деталям

строения чашечки *N. italica* и близкие к ней виды сближаются с *N. foliosa* Moris и *N. viscida* Boiss., которые мы относим к секции *Subinterruptae* (Benth.) Ubera et Valdés, наиболее разнообразно представленной в Западном Средиземноморье. Общие черты в строении чашечки имеются и с видами секции *Orthonepeta* Benth., к которым из представителей *Macrostegiae* относительно близки *N. isaurica* и *N. phyllochlamys.*

Виды секции *Setanepeta*, распространенные преимущественно в Анатолии, связаны как с видами секции *Schizocalyx* Pojark., в особенности с *N. cilicia* Boiss., к которой по форме вѐнчика и чашечки близки *N. trichocalyx* и *N. trachonitica* Post, так и с видами секции *Macrostegiae.* Родственные связи с последней прослеживаются на примере *N. caesarea* Boiss., для которого характерны длинные, заостренные, иногда по краю окаймленные прицветники и изогнутая трубка венчика. К настоящему времени по видам этой секции накоплен незначительный материал, пополнение которого в дальнейшем поможет уточнить границы как отдельных видов, так и секции.

Sect. *Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 174. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Macrostegiae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 651, p. p. — Sect. *Stegionepeta* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp. : 474, p. p. — Sect. *Pycnonepeta* Benth. § *Laxae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 376, p. p. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Macrostegiae* Boiss., l. c. : 652, p. p.

Лектотип: *N. italica* L.

Соцветия продолговатые, рыхлые или в верхней части более или менее плотные, колосовидные, ложные мутовки сидячие или на коротких ножках. Прицветники от линейных до продолговато-эллиптических, короче или длиннее чашечки. Чашечка с прямой или согнутой трубкой, в зеве прямая или слабо скошенная, зубцы ланцетные, треугольно-ланцетные, острые, венчик желтый, кремовый или белый, трубка заключена в чашечку или длиннее ее. Эремы бородавчатые, на верхушке голые или волосистые. Полукустарнички или многолетние травы, стебли прямые или восходящие, ветвистые от основания.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *MACROSTEGIAE*

1. Чашечка в зеве скошенная, передние зубцы немного короче задних . . . 2.
\+ Чашечка в зеве прямая, все зубцы одинаковые . . . . 5.
2. Венчик белый или розоватый . . . . 3.
\+ Венчик желтый или желто-белый .4.
3. Стебли крепкие, прямые, трубка венчика прямая или слабо согнутая . . . . .1. *N. italica.*
\+ Стебли тонкие, восходящие, трубка венчика сильно согнутая . . . . 2. *N. sheilae.*
4. Венчик желтый, прицветники короче чашечки . . . . 3. *N. sulphuliflora.*
\+ Венчик с желтой верхней губой и белой нижней губой, прицветники по длине равны чашечке или длиннее ее . . . . 4. *N. flavida.*
5. Эремы на верхушке опушены простыми сосочковидными волосками . . . . 5. *N. pilinux.*
\+ Эремы на верхушке голые . . . . .6.
6. Прицветники по форме и размерам не отличаются от верхних стеблевых листьев, трубка венчика короче чашечки . . . . 10. *N. phyllochlamys.*
\+ Прицветники отличаются от верхних стеблевых листьев, линейные или ланцетные, трубка венчика по длине равна чашечке или длиннее ее . . . 7.
7. Прицветники по краю окаймленные, 1—1.5 мм шир., венчик белый, желтоватый или (редко) красноватый . . . . 8.
\+ Прицветники без окаймления, около 0.5 мм шир., венчик сине-фиолетовый . . . . 9. *N. isaurica.*
8. Все ложные мутовки расставленные . . . . 8. *N. camphorata.*

\+ Ложные мутовки, сближенные в более или менее плотное колосовидное соцветие, иногда 1—2 в нижней части соцветия расставленные . . . . . 9.
9. Цветоносные побеги 5—15 см выс., листья до 2 см дл. 7. *N. sphaciotica.*
\+ Цветоносные побеги 20—80 см выс., листья 2—5 см дл. . . . . 6. *N. sibthorpii.*

1. *N. italica* L. 1753, Sp. Pl. : 798; P. H. Davis, 1951, Kew Bull. 1 : 81; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 159; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 175; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 267; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Описан из Италии: «Italia», 726/19 Linn.

Довольно полиморфный вид, изменчивость которого наиболее резко выражена в азиатской части ареала, в частности в Анатолии, где *N. italica* очень обычен (Hedge, Lamond, 1982).

N. campylantha Rech. f. 1948, Ark. Bot. (Stockholm) 1, 5 : 317, описанный из Ливана: «Mayrouba, in colle siceo arenaceo, ca. 1100 m, 6 VI 1932, N 2124, Samuelsson», является гибридом *N. curviflora* Boiss. ×*N. italica* (Rechinger, 1960). От *N. curviflora* он отличается более длинными прицветниками и зубцами чашечки, менее крупным венчиком; от *N. italica* — формой чашечки.

1. Прицветники шиловидные, 7—16 мм дл., до 1 мм шир. . . . . 2.
\+ Прицветники продолговато-ланцетные, ланцетные, 4—8 мм дл., 1—3 мм шир. . . . . 1a. *N. italica* subsp. *italica.*
2. Стебли, прицветники и чашечка длинно оттопыренно опушенные . . . . 1d. *N. italica* subsp. *troodi.*
\+ Стебли, прицветники и чашечка прижато опушенные или прицветники по краю реснитчатые . . . . 3.
3. Чашечка 8—10 мм дл., прицветники без окаймления, трубка венчика короче чашечки . . . . 1b. *N. italica* subsp. *rigidula.*
\+ Чашечка 5—6 мм дл., прицветники с узким окаймлением, трубка венчика по длине равна чашечке или немного длиннее ее . . . . 1c. *N. italica* subsp. *cadmea.*

a) subsp. *italica* — *N. leucostegia* Boiss. et Heldr. 1853, in Boiss., Diagn. Pl. Or., ser. 1, 12 : 62; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 175.

На каменистых склонах, нередко в дубняках, 900—1800 м над ур. м.

Распространение. Европа: Италия (вост.), Греция; Юго-Западная Азия: Турция, Ливан, Сирия, Ирак (Курдистан).

Различение *N. leucostegia*, описанного из Киликского Тавра (Лектотип: «In rupestribus Pisidiae prope Egirdir et Bouldour, Heldreich» G) в качестве самостоятельного вида, который отличается от типичных экземпляров *N. italica* прицветниками с широким мембрановидным окаймлением, оказалось невозможным, поскольку ширина окаймления изменяется в широких пределах независимо от географических и экологических факторов внутри всего ареала *N. italica.*

b) subsp. *rigidula* A. Budantz. subsp. nov. — A subspecie typica caulibus bracteis et calyce breviter pubescentibus, a subspecie cadmea calyce longiore, tubo corollae calyce breviore et bracteis non marginatis.

Typus: Syria borealis, montis Amanus, region Dülül, 5-7000 ft., VII 1908, N 2412, M. Haradjan (LE!, isotypi LE!, G).

От типового подвида отличается коротко опушенными стеблями, прицветниками и чашечкой, от subsp. *cadmea* — более длинной чашечкой, трубкой венчика короче чашечки и прицветниками без окаймления.

На сухих склонах, 1300—2300 м над ур. м.

Распространение. Турция (горы Аманус), Сирия (сев.).

c) **subsp. *cadmea* (Boiss.) A. Budantz. comb. nov.** — *N. cadmea* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 5 : 21; P. H. Davis, 1949, Kew Bull. 1 : 79; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 268; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300.

Тип. Турция, «In dumosis ad basin Tmoli ad orientem urbis Denisleh, IV 1842, Heldreich» (G).

На каменистых склонах, осыпях, в сосняках с *Pinus nigra,* 1200—1900 м над ур. м.

Распространение. Турция (Западная и Центральная Анатолия, хр. Тавр).

d) **subsp. *troodi* (Holmboe) A. Budantz. comb. nov.** — *N. troodi* Holmboe, 1914, Bergens Mus. Skr. 1, 2 : 155; Meikle, 1985, Flora of Cypr. 2 : 1301; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 304.

Лектотип: Кипр, «from near Prodhromos, VII 1880, N 723, Sintenis et Rigo» (K, isolectotypus LE!).

На каменистых склонах, осыпях, в группировках с участием *Pinus, Juniperus* и *Quercus,* 1000—2100 м над ур. м.

Распространение. Европа (о-в Кипр).

2. *N. sheilae* Hedge et King, 1982, Notes. Roy. Bot. Gard. Edinb. 40, 1 : 66; Hedge, 1986, in Heller and Heyn, Consp. Fl. Orient. 3 : 127.

Тип: Саудовская Аравия, «North Hijaz, Jabal Dibbagh, granite massif near Wadi Sawawin, shady crevice on NE slope, 1670 m, 4 V 1978, N 721, Collenette» (K).

Известен только по типовому материалу.

Слабо дифференцирован от *N. italica*, отличается тонкими восходящими стеблями и согнутой трубкой венчика. Полиморфность *N. italica* и незначительная географическая обособленность *N. sheilae* (единственное известное местонахождение этого вида расположено на северо-западе Аравийского п-ва, что лишь на 5° южнее границы распространения *N. italica*) дают основания для пересмотра статуса последнего, но это возможно лишь при получении дополнительного материала.

3. *N. sulphuliflora* P. H. Davis, 1951, Kew Bull. 1 : 85; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 269; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 301.

Тип: Турция, «Prov. Mersin, distr. Anamur (Cilicia Trachia): between Beskuyu and Camurlu Y. (between Ermenek and Anamur), 1900 m, 17 VIII 1949, N 16275, Davis» (K, isotypus LE!).

На каменистых сухих склонах, 340—1900 м над ур. м.

Распространение. Турция (Изаурийский Тавр).

4. *N. flavida* Hub.-Mor. 1978, Bauhinia, 6, 2 : 288; Hedge and Lamond. 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 269; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 301.

Тип: «Asiatische Turkei: Nördlicher Amanus, feuchte Schlucht mit Macchie, nordlich ob Haruniye, 450 m, 13 VI 1953, N 12769, A. Huber-Morath.» (Herb. Huber-Morath).

Во влажных ущельях, в сообществах с *Pinus brutia, Fagus orientalis,* в дубняках, 450—1650 м над ур. м.

Распространение. Юго-Западная Азия: Турция, Южная Анатолия (хребты Антитавр, Аманус), Ливан, Сирия (хр. Антиливан).

Своеобразная окраска венчика свидетельствует, по-видимому, о гибридном происхождении этого вида с участием *N. italica* и *N. sulphuliflora.*

5. *N. pilinux* P. H. Davis, 1949, Kew Bull. 3 : 402; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 269; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 304.

Тип: Турция, «Prov. Antalya, distr. Alanya (Isauria): Ak Dağ (S. of Geyik Dağ) above Gozu Büyük Yayla, c. 2400 m, in gullies on N. limestone cliffs, 28 VIII 1947, N 14329, Davis.» (K).

На каменистых склонах, осыпях, выходах известняков, 2100—2600 м над ур. м.

Распространение. Турция (хр. Тавр).

Нуждается в дальнейшем изучении, так как и у некоторых форм *N. sibthorpii* встречаются единичные волоски на верхушках эрем (Baden, 1987).

6. *N. sibthorpii* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 474; Turner, 1972, Fl. Europ. 3: 159; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3: 304; Baden, 1987, Opera Bot. (Lund) 93: 18. — *N. orphanidea* Boiss. 1859, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 4: 22; Baden, 1987, l. c.: 16, p. p., quoad var. *parnidea* C. Baden. — *N. spruneri* Boiss. 1859, l. c.: 23; Baden, 1987, l. c.: 24. — *N. parnassica* Heldr. et Sart. 1859, in Boiss., 1859, l. c.: 25; Baden 1987, l. c.: 25. — *N. rtanjensis* Diklić et Milojević, 1976, Bull. Mus. Hist. Nat. (Beograd), ser. B, 31: 24. — *N. ernesti-mayeri* Diklić et Nikolić, 1977, Feddes Repert. 88, 7-8: 409.

Тип: Греция, «Prope Athena, Sibthorp» (OXF).

На каменистых склонах, осыпях, в разреженных лесах, от предгорий до 2100 м над ур. м.

Распространение. Европа: Греция, Албания (юг), Югославия (юг, восток).

Систематике группы видов, близких к *N. sibthorpii*, центр разнообразия которых сосредоточен на Балканах, посвящен ряд исследований (Maire, Petitmengin, 1908; Dikilić, Miloević, 1976; Diklić, Nikolić, 1977; Baden, 1983, 1984), из которых следует выделить монографию C. Baden (1987). Автор на базе богатого фактического материала, наблюдений в естественных условиях произрастания, а также при интродукции видов этой группы в Ботаническом саду Копенгагена подробно рассматривает разнообразие и изменчивость многих морфологических признаков, а также анализирует результаты скрещиваний растений разных таксонов, близких к *N. sibthorpii*, произрастающих в Греции. В результате Baden приходит к заключению о возможности различения следующих видов комплекса для этой территории: *N. sibthorpii* Benth. с 3 подвидами, *N. parnassica* Benth., *N. spruneri* Boiss., *N. camphorata* Boiss. et Heldr., *N. orphanidea* Boiss. и *N. sphaciotica* P. H. Davis. Большинство видов различаются по густоте опушения, форме и длине волосков, а также по форме и размерам прицветников и зубцов чашечки. Поскольку все эти виды при выращивании легко скрещиваются друг с другом, то по мнению Baden, в дифференциации комплекса *N. sibthorpii* географическая изоляция играет более важную роль по сравнению с генетическими барьерами. Сравнивая многочисленный гербарный материал по *N. sibthorpii* в целом и близким к нему видам, мы не обнаружили сколько-нибудь значительных различий между географически не обособленными *N. sibthorpii, N. spruneri* и *N. parnassica.* Эти виды, приведенные Baden в качестве самостоятельных, отражают, по-видимому, внутривидовой полиморфизм *N. sibthorpii,* поскольку изменчивость руководящих признаков при их выделении образует непрерывный ряд. Такая точка зрения в большей степени согласуется с мнением C. Turner (1972) и Hedge (1986), которые рассматривали балканские виды, близкие к *N. sibthorpii*, в составе *N. sibthorpii* agg. Морфологически и географически относительно более обособлены *N. sphaciotica* и *N. camphorata*. От остальных видов комплекса *N. sphaciotica* отличается более короткими стеблями и более мелкими листьями. Этот вид распространен в западной части о-ва Крит, произрастает на высотах 2200—2300 м над ур. м. *N. camphorata* отличается от *N. sibthorpii* рыхлым соцветием с расставленными ложными мутовками. На Балканах южная граница распространения последнего проходит по северной части п-ова Пелопоннес, в средней и южной частях которого произрастает *N. camphorata*.

Типичный *N. orphanidea* Boiss., описанный, так же как и *N. camphiorata,* из Пелопоннеса («in regione media et superiori Malevo, Lakoniae, 4500—6000 ft., 26 VII 1850, Th. Orphanides, N 84», G, isotypus LE!), не отличим от последнего. В то же время *N. orphanidea* var. *parnidea* C. Baden по характеру соцветия принадлежит *N. sibthorpii.*

Описанные из Восточной Сербии *N. rtanjensis* Diklić et Miloević и из Юго-Западной Македонии *N. ernesti-mayeri* Diklić et Nicolić являются лишь формами *N. sibthorpii*. *N. rtanjensis* отличается от последнего более рыхлым (но не расставленным) соцветием, а *N. ernesti-mayeri* — плотным, почти прижатым опушением в нижней части стебля и более густо железистым соцветием.

7. *N. sphaciotica* P. H. Davis, 1953, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 21, 1 : 136; Colville, 1986, Englera, 6 : 56; Baden, 1987, Opera Bot. (Lund) 93 : 25.

Тип: «Crete, Mt. Svourichti in Lefka Ori, 2300 m, 4 VIII 1950, N 11836, P. H. Davis» (K, isotypi E, G).

На каменистых склонах, осыпях, выходах известняков, 2200—2300 м над ур. м.

Распространение. Греция (о-в Крит).

8. *N. camphorata* Boiss. et Heldr. 1846, in Boiss., Diagn. Pl. Or., ser. 1, 7 : 49; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 159; Baden, 1987, Opera Bot. (Lund) 93 : 14. — *N. orphanidea* Boiss. 1859, Diagn. Pl. Or., ser. 2, 4 : 22, p. p. — *N. heldreichii* Halácsy, 1902, Consp. Fl. Graec. 2 : 539; Turner, 1972, l. c. : 159.

Лектотип: «Reg. abietinae Taygeti, 1844, Heldreich» (G, isolectotypi BM, E, K, OXF).

На каменистых склонах, осыпях, 1100—2200 м над ур. м.

Распространение. Греция (п-ов Пелопоннес).

9. *N. isaurica* Boiss. et Heldr. ex Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 378; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 273; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300. — *N. decumbens* P. H. Davis, 1951, Kew Bull. 1 : 81.

Тип: Турция, «In saxosis Isauria ad Ermeneli, VII 1846, Heldreich» (G, isotypus LE!).

На каменистых склонах, известняках, в сообществах с *Abies cilicia*, 1270—2000 м над ур. м.

Распространение. Турция (Изаурийский Тавр).

10. *N. phyllochlamys* P. H. Davis, 1951, Kew Bull. 1 : 83; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 273; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300.

Тип: Турция, «Prov. Antalya (Lycia): Söğüt Y., near Sivri Da. (W, of Antalya), rocky places in woods, 16 VII 1949, N 15431, Davis» (K).

На каменистых склонах и каменистых местах, в разреженных лесах, 1100—2900 м над ур. м.

Распространение. Турция (Ликийский Тавр).

Sect. *Setanepeta* A. Budantz. sect. nov. — Sect. *Pycnonepeta* Benth. § *Laxae* Benth. 1948, in DC., Prodr. 12 : 376, p. min. p., excl. typo. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Stenostegiae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 652, p. min. p., excl. typo. — Sect. *Eunepeta* Boiss. § *Plagionepetae* Briq. 1896, in Engler und Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 4, 3a : 237, p. min. p., excl. typo. — Inflorescentiae compactae, spicatae, rarius inferne laxae, verticillastri sessiles vel subsessiles. Bracteae longe acuminatae, calyce breviores vel longiores. Calyx tubo recto ore oblique, dentes ab anguste triangulati ad lineari-subulato longe acuminati, corolla lilacea violacea purpurea albida, tubus calyce paulo vel sesqui-duplo longior. Eremi tuberculati. Plantae perennes vel suffruticuli, caules recti simplices vel superne ramosi.

Typus: *N. trichocalyx* Greuter et Burdet.

Соцветия плотные, колосовидные, в нижней части иногда рыхлые, ложные мутовки сидячие или почти сидячие. Прицветники длинно заостренные, короче или длиннее чашечки. Чашечка с прямой трубкой, в зеве скошенная, зубцы от узко-треугольных до линейно-шиловидных, длинно заостренные, венчик лиловый, фиолетовый, пурпурный или беловатый, трубка в 1.5—2 раза длиннее чашечки. Эремы бугорчатые. Многолетние травы или полукустарнички, стебли прямые, простые или в верхней части ветвистые.

Тип: *N. trichocalyx* Greuter et Burdet.

1. Все ложные мутовки сближенные в плотное колосовидное соцветие . . . 2.
+ Ложные мутовки в нижней и средней частях соцветия расставленные . . 4.
2. Чашечка коротко прижато опушенная, 13—16 мм дл., венчик 20—25 мм дл., трубка прямая . . . . 6. *N. trachonitica.*
+ Чашечка оттопыренно опушенная, 7—12 мм дл., венчик 11—14 мм дл., трубка согнутая . . . . 3.
3. Чашечка 7—9 мм дл., прицветники по длине равны чашечке или немного длиннее ее, венчик розовато-пурпурный . . . . 1. *N. caesarea.*
+ Чашечка 10—12 мм дл., прицветники в 2 раза короче чашечки, венчик беловатый . . . . 2. *N. conferta.*
4. Листья 4—8 см дл., голые, чашечка 10—12 мм дл., коротко прижато опушенная . . . . 5. *N. trichocalyx.*
+ Листья более мелкие, так же как и чашечка, более или менее густо оттопыренно волосистые . . . . 5.
5. Венчик синий, 12—15 м дл., прицветники мелкощетинистые . . . . 3. *N. crinita.*
+ Венчик розоватый, 16—20 мм дл., прицветники мохнатые . . . . 4. *N. pabotii.*

1. *N. caesarea* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 655; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 274; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 299.

Тип: Турция, «in Caesaream Cappadociae, N 348, Wiedemann» (G, isotypi E, W).

На каменистых склонах, в разреженных лесах, по сухим берегам рек, 650—1700 м над ур. м.

Распространение. Турция (Центральная Анатолия, хр. Тавр).

2. *N. conferta* Hedge et Lamond, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 38, 1 : 42; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 270; Heller and Heyn, 1986. Consp. Fl. Orient. 3 : 124; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300.

Тип: Турция, «Antalya: Kuhu Da., S von Elmeli, Gebiet von Ciglikara, 16 VI 1969, N 878, Fitz und Spitzenberger» (W).

Известен по типовому материалу.

3. *N. crinita* Montbr. et Auch. ex Benth. 1836, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 2, 6 : 46; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 275; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300.

Тип: Турция, «Att-dag, Taurus orti, 1834, Montbret» (P?, isotypus W!).

На каменистых склонах, 1600—1700 м над ур. м.

Распространение. Турция (Восточная Анатолия).

4. *N. pabotii* Mouterde, 1973, Saussurea, 4 : 22; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 303.

Тип: Сирия, «Jabal Halimé (Anti-Liban), 10 VII 1952, Pabot» (G).

Известен по типовому материалу.

5. *N. trichocalyx* Greuter et Burdet, 1985, Willdenowia, 15, 1 : 77; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127. — *N. trichocalyx* Boiss. et Hausskn. ex Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 656, pro syn., nom. inval. — *N. aristata* Boiss. et Kotschy ex Boiss. 1879. Fl. Orient. 4 : 656; Hedge and Lamond, 1982, in P. H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 282. non L. C. M. Richard, 1792, Acta Soc. Hist. Nat. Paris, 1 : 110, nom. nud.

Лектотип: Турция, «Taurus cataonicus, Berytdagh, 1865, Th. Haussknecht» (G, isotypi LE!, W).

На каменистых склонах, в расщелинах скал, 1900—2100 м над ур. м.

Распространение. Турция: Южная Анатолия (хр. Антитавр), Восточная Анатолия.

6. *N. trachonitica* Post. 1888, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 24 : 439; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 162; Hedge and Lamond, 1982, in P.H. Davis, Fl. of Turk. 7 : 279; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 304.

Тип: Сирия, «Shulba, 11 V 1886, Post» (K!).

На каменистых склонах, в дубняках, 1100—2150 м над ур. м.

Распространение. Сирия (горы Джебель-Друз), Ирак (Курдистан), Турция (Восточная Анатолия), Иран (Азербайджан).

Впервые приводится для территории Ирана по сборам А. Б. Шелковникова и Н. В. Шипчинского: «Сев. Персия, Азербайджан, округ Мергевер, близ с. Гирдык, ущелье, 13 VI 1916, N 705» (LE!).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* // Бот. журн. 1990a. Т. 75. № 7. С. 1004—1013. — *Буданцев А. Л.* Систематика рода *Nepeta* L. (*Lamiaceae*). Виды секции *Schizocalyx* Pojark. // Нов. сист. высш. раст. 1990б. Т. 27. С. 121—125. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и *Denudatae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1317—1322. — *Baden C.* Chromosome numbers in the *Nepeta sibthorpii* group (*Lamiaceae*) // Willdenowia. 1983. Bd 13. H. 2. S. 337—340. — *Baden C.* Biosystematic study in the *Nepeta sibthorpii* group. *N. heldreichii* included in *N. camphorata* // Willdenowia. 1984. Bd 14. H. 2. S. 335—341. — *Baden C.* Biosystematic studies in the *Nepeta sibthorpii* group (*Lamiaceae*) in Greece // Opera Bot. (Lund). 1987. Bd 93. P. 1—54. — *Bentham G. Nepeta* L. // De Candolle A. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1848. Vol. 12. P. 370—396. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 4. Genevae; Basilieae, 1879. 1276 p. — *Diklič N., Milojevič B.* Nepeta rtanjensis Diklić et Milojević, neue Art aus der Gattung *Nepeta* L. // Bull. Mus. Hist. Nat. (Beograd). 1976. Ser. B. Vol. 31. P. 23—35. — *Diklič N., Nikolič V. Nepeta ernesti-mayeri* Diklić et Nikolić sp. nov. — eine neue Art aus der Section *Pycnonepeta* Bentham // Feddes Repert. 1977. Bd 88. H. 7-8. S. 409—415. — *Hedge I. C. Labiatae* // Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-mediterranen countries. Vol. 3. *Dicotiledones* (*Convolvulaceae—Labiatae*). Geneva; Berlin, 1986. P. 276—395. — *Hedge I. C., Lamond J. M. Nepeta* L. // P. H. Davis. Flora of Turkei and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 264—289. — *Maire R., Petitmengin M.* Étude des plantes vasculaires recoltées en Grece 1906 // Mater. Étude Fl. Geogr. Bot. Orient. 1908. Vol. 4. P. 1—239. — *Rechinger K. H.* Zur Flora von Syrien, Libanon und der angrenzenden türkischen Gebieten. Stockholm: Almqvist und Wiksell, 1960. 488 s. — *Turner C. Nepeta* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1972. Vol. 3. P. 158—160.

Получено 15 V 1991

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

УДК 582.571.2

А. М. Аскеров

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ВИДОВ РОДА *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) АЗЕРБАЙДЖАНА

A. M. ASKEROV. TAXONOMICAL ACCOUNT OF THE SPECIES OF THE GENUS *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) FROM AZERBAIJAN

Морфологически и экологически чрезвычайно разнообразный, древний и гетерогенный род *Astragalus* занимает важное место во флоре Азербайджана. В результате критической ревизии рода приведено 144 вида, относящихся к 9 подродам и 38 секциям. Уточнены эндемики и виды, описанные из Азербайджана.

Полагают, что ныне существует не менее 2400 видов астрагалов (Яковлев, Камелин, 1983), из которых 988 произрастает на территории СССР (Черепанов, 1981). На Кавказе, по А. А. Гроссгейму (1952), произрастает 235 видов астрагалов из 44 секций. 21 вид приведен в качестве возможных для нахождения. Во флоре Грузии отмечено 72 вида астрагалов (Манденова, 1981), а во флоре Армении — 125 (Манденова, 1962).

В связи с обработкой видов рода *Astragalus* для подготавливаемого к изданию «Определителя высших растений Азербайджана» была проведена ревизия таксономического состава рода с учетом новейших гербарных сборов и литературных данных. Были изучены все доступные гербарные материалы, включая последние экспедиционные сборы, и литературные источники (Гроссгейм, 1952; Рза-заде, 1954; Федоров и др., 1954; Манденова, 1962, 1981; Chater, 1968; Гашимов, 1975; Сытин, 1984, 1986; и др.).

Многие виды рода *Astragalus* во «Флоре Азербайджана» (Рза-заде, 1954) приняты в объеме мелкого вида (географической расы). Здесь они рассматриваются нами в более широком объеме. В нашей обработке следующие 16 видов, приведенные во «Флоре Азербайджана» (Рза-заде, 1954), не признаны самостоятельными и переведены в синонимы других видов: *Astragalus nachitschevanicus* Rzazade, *A. kirpicznikovii* Grossh., *A. husseinovii* Rzazade, *A. maraziensis* Rzazade, *A. kochianus* Sosn., *A. perrarus* Boriss., *A. ruprechtii* Bunge, *A. owerinii* Bunge, *A. interpositus* Boriss, *A. kosmaljanicus* Rzazade, *A. sanguinolentus* Bieb., *A. schuschensis* Grossh., *A. iljinii* Rzazade, *A. terekensis* Al. Theod., Fed. et Rzazade, *A. pycnophyllus* Stev, *A. regelii* Trautv. Самостоятельность этих видов, описанных в основном по одному или немногим экземплярам, после анализа их изменчивости в различных географических пунктах и разных экологических условиях не подтвердилась, что согласуется и с данными А. К. Сытина (1984, 1986).

Учтены и некоторые номенклатурные изменения. Так, установлено (Becht, 1978), что *A. regelii* Trautv., приводимый разными авторами для флоры Кавказа (горная часть Нахичевани: села Парага, Абракунис, Бист), является ранее описанным переднеазиатским видом *A. echinops* Auch. ex Boiss. (Ливан, Сев. Ирак, Сев.-Зап. Иран). Для флоры СССР *A. echinops* приводится впервые. Список пополнен и за счет новых видов: в состав астрагалов Азербайджана включаются *A. badamliensis* Chalilov (Халилов, 1979) и *A. aegobromus* Boiss. et Hohen. (Podlech, 1988). В ранге подвида рассматриваются *A. zangelanus* Grossh., *A. theodori* Grossh.

Обнаружены новые местонахождения следующих видов в пределах Азербайджана (см. рисунок): *A. brachyceras* Ledeb. — Большой Кавказ (БК) (восточный), Нахичеванский (горный);[1] *A. cancellatus* Bunge — БК (кубинский): Шахдаг (Алиев, Дамиров, 1988), Кура-Араксинская низменность; *A. declinatus* Willd. — БК (кубинский): с. Лаза, Шахдаг, Кобустан; *A. finitimus* Bunge — БК (кубинский): Базар-Дюзи, Шахдаг, Кура-Араксинская низменность; *A. glycyphyllos* L. — Нахичеванский; *A. haesitabundus* Lipsky — БК (восточный): Кобустан; *A. kadshorensis* Bunge — БК (кубинский): Шахдаг; *A. karakuschensis* Gontsch. — БК (кубинский): Шахдаг; *A. kubensis* Grossh. — БК (восточный): Шемаха, с. Гейляр; *A. oreades* C. A. Mey. — БК (кубинский): Конахкенд; *A. oxyglottis* Stev. ex Bieb. — Кобустан; *A. sanguinolentus* Bieb. — БК (западный).

Нахождение в Азербайджане *A. supinus* Bunge, *A. brachytropis* (Stev.) C. A. Mey., *A. levieri* Freyn ex Somm. et Levier требует дополнительных подтверждений. Распространение *A. elbrusensis* Boiss. в Диабре приводится по «Флоре Азербайджана» (Рза-заде, 1954), его гербарный экземпляр в Баку отсутствует. Сытин (1986) не приводит *A. elbrusensis* для Азербайджана. Однако в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE) обнаружены экземпляры, собранные К. А. Мейером в 1830 г., несомненно, относящиеся к этому виду.

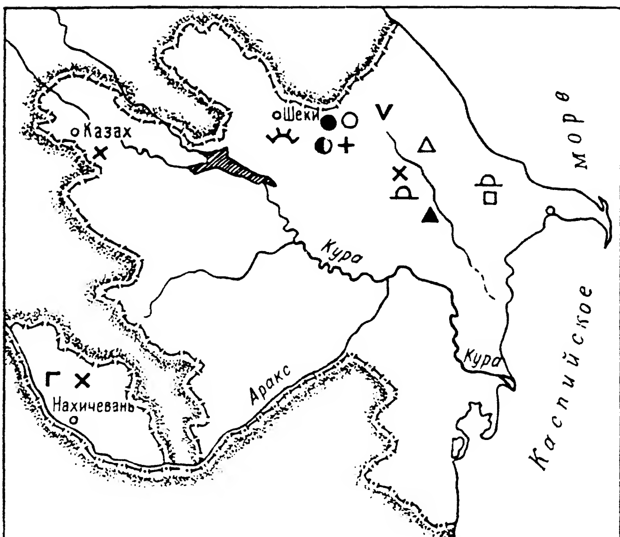
---

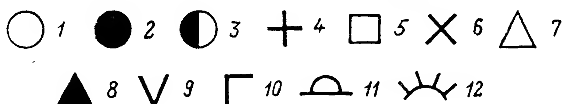
[1] Приведены ботанико-географические районы по «Флоре Азербайджана» (1964. Т. 5. С. 6).

Для большинства видов установлены типы и указаны места их хранения (Аскеров, Абдуллаева, 1989). Сведения о нахождении типа *A. aznabjurticus* Grossh. в Баку не подтвердились.

Анализ распределения видов астрагалов по ботанико-географическим районам Азербайджана свидетельствует о разной степени насыщенности ими этих районов. По обилию видов доминирует район Большого Кавказа, затем идут Нахичевань, Малый Кавказ и Талыш (особенно Зуванд). Флора Кобустана включает в себя 24 вида. Меньше всего видов на территории Кура-Араксинской низменности, Степного плоскогорья и Апшеронского района (см. таблицу).

В нижеследующем списке как синонимы рассматриваются видовые названия, приведенные во «Флоре Азербайджана» (Рза-заде, 1954). Звездочкой отмечены виды, описанные из Азербайджана, двумя звездочками — эндемики флоры Азербайджана (некоторые из них, по-видимому, являются субэндемиками).





Новые местонахождения видов рода *Astragalus* в Азербайджане.

1 — *A. cancellatus*, 2 — *A. finitimus*, 3 — *A. kadshorensis*, 4 — *A. karakuschensis*, 5 — *A. oxyglottis*, 6 — *A. brachyceras*, 7 — *A. oreades*, 8 — *A. kubensis*, 9 — *A. declinatus*, 10 — *A. glycyphyllus*, 11 — *A. haesitabundus*, 12 — *A. sanguinolentus*.

Astragalus L.

Subgen 1. *Astragalus* (*Caprinus* Bunge; *Phaca* (L). Bunge p. p.).

Sect. 1. *Christiana* DC. (incl. *Christianopsis* Gontsch.): *A. caragana* Fisch. et Mey. (incl. *A. nachitschevanicus* Rzazade).

Sect. 2. *Myobroma* (Stev.) Bunge: *A. pseudoutriger* Grossh., **A. bakuensis* Bunge, *A. angustiflorus* C. Koch, **A. badamliensis* Chalilov., *A. fabaceus* Bieb.,

Распределение видов астрагалов по ботанико-географическим районам Азербайджана

Название района	Число видов
Большой Кавказ (в том числе районы: Алазань-Агричайская долина, Прикаспийская низменность, Самур-Дивичинская низменность)	97
Малый Кавказ	41
Талыш (включая Зуванд)	35
Нахичевань	76
Кобустан	24
Кура-Араксинская низменность (в том числе районы: Куринская равнина, Ленкоранская Мугань)	18
Апшерон	13
Степное плоскогорье	14

A. polyphyllus Bunge, *A. declinatus* Willd. (incl. *A. kirpicznikovii* Grossh.), **A. schemachensis* Karjag., **A. torrentum* Bunge, *A. aegobromus* Boiss., **A. talyschensis* Bunge.

Sect. 3. *Macrosemium* Bunge: *A. paradoxus* Bunge.

Sect. 4. *Acanthophace* Bunge: *A. sahendi* Buhse, *A. beckerianus* Trautv., **A. euoplus* Trautv.

Subgen. 2. *Trimeniaeus* Bunge.

Sect. 5. *Oxyglottis* Bunge (incl. *Platyglottis* Bunge): *A. tribuloides* Delile, *A. asterias* Stev. (=*A. cruciatus* auct. non Link), *A. ammophilus* Kar. et Kir., *A. oxyglottis* Boiss. (=*A. psiloglottis* Stev. ex DC.), *A. camptoceras* Bunge (=*A. bungei* C. Winkl et B. Fedtsch.).

Sect. 6. *Harpilobus* Bunge: *A. reticulatus* Bieb., *A. corrugatus* Bertol., *A. campylorrhynchus* Fisch. et Mey.

Sect. 7. *Ankylotus* (Stev.) Bunge: *A. commixtus* Bunge.

Sect. 8. *Cycloglottis* Bunge: *A. contortuplicatus* L.

Sect. 9. *Aulacolobus* Bunge: *A. striatellus* Pall. ex Bieb.

Subgen. 3. *Calycocystis* Bunge: *A. calycinus* Bieb. (*A. iljinii* Rzazade).

Subgen. 4. *Calycophysa* Bunge.

Sect. 10. *Alopecias* Bunge. Subsect. *Microtropi* Bunge: *A. maximus* Willd.; subsect. *Megalotropi* Bunge: **A. finitimus* Bunge, **A. johannis* Rzazade, *A. sphaerocephalus* Stev., **A. megalotropis* Bunge; subsect. *Bibracteolati* Bunge: *A. echinops* Aucher ex Boiss. (*A. regelii* Trautv.).

Sect. 11. *Halicacabus* Bunge: **A. karakuschensis* Gontsch., **A. mesites* Boiss. et Buhse.

Sect. 12. *Grammocalyx* Bunge: **A. grammocalyx* Boiss. et Hohen., *A. gezeldarensis* Grossh.

Sect. 13. *Megalocystis* Bunge: **A. szovitsii* Fisch. et Mey.

Sect. 14. *Hymenostegis* Bunge: *A. uraniolimneus* Boiss., *A. persicus* Fisch. et Mey. ex Bunge, *A. lagurus* Willd.

Sect. 15. *Tricholobus* Bunge: **A. hohenackeri* Boiss.

Subgen. 5. *Epiglottis* Boiss.

Sect. 16. *Buceras* Bunge: *A. hamosus* L. (=*A. brachyceras* Ledeb.).

Subgen. 6. *Cercidotrix* Bunge.

Sect. 17. *Euodmus* Bunge: *A. falcatus* Lam., *A. odoratus* Lam.

Sect. 18. *Ornithopodium* Bunge: **A. multijugus* (Trautv.) Grossh. (=*A. ornithopodioides* Lam.: Chamberlain et al., 1970), **A. glochideus* Boriss., *A. stevenianus* DC. (=*A. kochianus* Sosn.), **A. shelkovnikovii* Grossh., *A. lunatus* Pall.

Sect. 19. *Onobrychium* Bunge: *A. conspicuus* Boriss., *A. hajastanus* Grossh., *A. cancellatus* Bunge (=*A. perrarus* Boriss., *A. darryensis* Grossh.), *A. aduncus* Willd., *A. troitzkii* Grossh., *A. bungeanus* Boiss. (=*A. borissovae* Grossh., *A. perembelicus* Grossh.), *A. kadshorensis* Bunge, *A. arguricus* Bunge, *A. sevangensis* Grossh., *A. captiosus* Boriss. (=*A. interpositus* Boriss.), *A. goktschaicus* Grossh. (=*A. kosmaljanicus* Rzazade).

Sect. 20. *Hololeuce* Bunge: *A. incertus* Ledeb., **A. onobrychioides* Bieb. (=*A. ruprechtii* Bunge, *A. owerinii* Bunge), ***A. dzhebrailicus* Grossh. (=*A. schuschensis* Grossh.), *A. gjunaicus* Grossh., **A. zuvanticus* Grossh., *A. elbrusensis* Boiss.

Sect. 21. *Acmothrix* Bunge: *A. fragrans* Willd., *A. levieri* Freyn.

Sect. 22. *Cystium* Bunge: ***A. biebersteinii* Bunge.

Sect. 23. *Trachycercis* Bunge: ***A. chalilovii* Grossh., **A. barnassari* Grossh., *A. humilis* Bieb., **A. humilis* subsp. *theodori* (Grossh.) Hashim., *A. erivanensis* Bornm. et Woronow (=*A. pseudohumilis* Grossh.).

Sect. 24. *Proselius* Bunge: **A. ordubadensis* Grossh., ***A. rostratus* C. A. Mey., **A. rostratus* subsp. *zangelanus* (Grossh.) A. Asker., *A. alexandri* Charadze (=*A. monspessulanus* auct. cauc.), *A. kazbeki* Charadze (=*A. sanguinolentus* auct. cauc., non Bieb.), *A. polygala* Pall., ***A. montis-aquilis* Grossh., **A. sanguinolentus* Bieb., *A. candolleanus* Boiss., *A. choicus* Bunge (=*A. heteromorphus* Boriss., *A. latifolius* auct.), **A. refractus* C. A. Mey., **A. cuscutae* Bunge, ***A. prilipkoanus* Grossh., *A. brachycarpus* Bieb., *A. robustus* Bunge, *A. longicuspis* Bunge, **A. achundovii* Grossh.

Sect. 25. *Xiphidium* Bunge: *A. cornutus* Pall., **A. lussiae* Rzazade, **A. viridis* Bunge, **A. argyroides* G. Beck ex Stapf (=*A. novus* Grossh.), *A. subulatus* Bieb., **A. sachokianus* Grossh., **A. xiphidium* Bunge (=*A. husseinovii* Rzazade), *A. maraziensis* Rzazade), *A. haesitabundus* Lipsky.

Sect. 26. *Ammodendron* Bunge: *A. hyrcanus* Pall., **A. igniarius* M. Pop.

Subgen. 7. *Phaca* (L.) Bunge.

Sect. 27. *Galegiformis* Gontsch.: *A. galegiformis* L.

Sect. 28. *Komaroviella* Gontsch.: *A. alpinus* L.

Sect. 29. *Orobella* Gontsch.: **A. brachytropis* (Stev.) Bunge (=*A. norvegicus* var. *brachytropis* (Stev.) Hachim.).

Sect. 30. *Glycyphylla* Bunge: *A. glycyphyllos* L., *A. glycyphylloides* DC., *A. fraxinifolius* DC.

Subgen. 8. *Hypoglottis* Bunge.

Sect. 31. *Hypoglottidoidei* DC. (=*Eu-Hypoglottis* Bunge, nom illeg.): *A. cicer* L., *A. oreades* C. A. Mey., *A. supinus* Bunge, *A. kubensis* Grossh., *A. saganlugensis* Trautv.

Sect. 32. *Stereothrix* Bunge: *A. brachypetalus* Trautv.

Sect. 33. *Malacothrix* Bunge: *A. macrostachys* DC., ***A. aznabjurticus* Grossh., **A. macrourus* Fisch. et Mey., ***A. schachbuzensis* Rzazade, ***A. podocarpus* C. A. Mey, *A. eugenii* Grossh., *A. elegans* Bunge, ***A. kabristanicus* Grossh., *A. mollis* Bieb., *A. takhtadzhjanii* Grossh. (=*A. schischkinianus* Gontsch., *A. chrysotrichus* Grossh.), ***A. albanicus* Grossh., ***A. rzaevii* Grossh.

Subgen. 9. *Tragacantha* Bunge.

Sect. 34. *Adiaspastus* Bunge: *A. caucasicus* Pall., **A. caspicus* Bieb., *A. aureus* Willd. (*A. macropodius* Fisch.), **A. karabaghensis* Bunge, *A. flavirubens* Al. Theod., Fed. et Rzazade, *A. vedicus* Takht., **A. theodorianus* Fed. et Rzazade.

Sect. 35. *Pterosphaerus* Al. Theod., Fed. et Rzazade: **A. jucundus* Al. Theod., Fed. et Rzazade.

Sect. 36. *Stenonychium* Bunge (sect. *Oliganthos* Boriss. descr. ross. p. p.): *A. microcephalus* Willd. (incl. *A. pycnophyllus* Stev.), **A. denudatus* Stev. (incl. *A. terekensis* Al. Theod., Fed. et Rzazade, *A. marschallianus* Fisch.), **A. andreji* Rzazade, **A. gudrathii* Al. Theod., Fed. et Rzazade, **A. insidiosus* Boriss.

Sect. 37. *Rhacophorus* Bunge: **A. meyeri* Boiss., *A. strictifolius* Boiss., *A. compactus* Willd., **A. karjaginii* Boriss., **A. barba-caprina* Al. Theod., Fed. et Rzazade.

Sect. 38. *Macrophylla* Boriss.: *A. oleifolius* DC.

Таким образом, астрагалы флоры Азербайджана насчитывают 144 вида, распределенные по принятым нами подродам следующим образом: *Astragalus* (16 видов), *Phaca* (6), *Hypoglottis* (18), *Trimeniaeus* (11), *Tragacantha* (19), *Calycophysa* (15), *Cercidotrix* (57), *Epiglottis* (1), *Calycocystis* (1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиев Д. А., Дамиров Р. Ш. Новые виды растений из Шахдагского и Базардюзинского горного массива Большого Кавказа // Изучение ресурсов макро- и микрофлоры различных растений Большого Кавказа. Баку: Изд-во АзГУ, 1988. С. 47—54. — *Аскеров А. М., Абдуллаева И. К.* Типовые образцы таксонов сосудистых растений, хранящиеся в Баку (BAK).

I. // Нов. сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 172—178. — *Гашимов Д. К.* Изучение рода *Astragalus* L. в высокогорьях южных склонов Большого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 87—95. — *Гроссгейм А. А.* Род Астрагал // Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. С. 245—335. — *Манденова И. П.* Род Астрагал // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1962. Т. 4. С. 109—209. — *Манденова И. П.* Род Астрагал // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси: Мецниереба, 1981. Т. 7. С. 254—342. — *Рза-заде Р. Я.* Род Астрагал // Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954. Т. 5. С. 328—430. — *Сытин А. К.* Ревизия кавказских астрагалов (секция *Onobrychium* Bunge) // Нов. сист. высш. раст. 1984. Т. 21. С. 110—112. — *Сытин А. К.* Ревизия кавказских астрагалов (*Astragalus* L., *Fabaceae*) секции *Hololeuce* Bunge // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 79—86. — *Федоров Ал. А., Федоров Ан. А., Рза-заде Р. Я.* Новые и критические кавказские виды рода *Astragalus* L. // Бот. мат. Герб. БИН АН СССР. Л., 1954. Т. 16. С. 221—232. — *Халилов Э. Х.* Новый вид Астрагала (*Astragalus badamliensis* Chal. sp. nova) из Нахичеванской АССР // Докл. АН АзССР. 1979. Т. 35. № 7. С. 83—85. — *Черепанов С. Г.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Яковлев Г. П., Камелин Р. В.* Успехи в изучении систематики бобовых // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 7. С. 958—968. — *Becht R.* Revision der Sektion *Alopecuroides* DC. der Gattung *Astragalus* L. // Phanerogamarum monographiae 10, 1978, Vaduz. — *Chamberlain D. F., Matthews V. A. Astragalus* L. // Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh: Univ. Press, 1970. Vol. 3. P. 49—252. — *Chater A. O. Astragalus* L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1968. Vol. 2. P. 108—123. — *Podlech D.* Revision von *Astragalus* sect. *Caprini* DC. // Mitteil. Bot. (München), 1988. P 25.

Институт ботаники
Баку

Получено 10 VII 1990

УДК 582.683.2

И. И. Халилов

СИСТЕМА РОДА *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*)

I. I. KHALILOV. THE SYSTEM OF THE GENUS *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*)

Приведена новая система рода *Crambe*. Она включает 7 секций, из которых 3 выделены автором. Описываются 6 подсекций. Указан видовой состав секций.

Gen. Crambe L.

1753, Sp. Pl. : 671; id. 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 301. Lectotypus: *C. maritima* L.

Sect. 1. *Dendrocrambe* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 656; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (IV, 105) : 247. Typus: *C. fruticosa* L. f.

Species: *C. gigantea* Bramwell, *C. fruticosa, C. laevigata* DC., *C. sventenii* Peters ex Bramwell, *C. strigosa* L'Her.

Sect. 2. *Rhipocrambe* Svent. 1953, Spec. Canar. (Madrid) : 23—25. Typus: *C. scoparia* Svent. Sectio monotypica.

Sect. 3. *Leptocrambe* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 650, 655; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (IV, 105) : 240—241. Typus: *C. hispanica* L.

Subsect. 1. *Hispanicae* I. Khalilov subsect. nov. — Articulus siliculae superior globosus, levis. Typus: *C. hispanica* L.

Верхний членик стручочка шаровидный, гладкий. Typus: *C. hispanica* L.

Species: *C. abyssinica* Hochst., *C. filiformis* Jac., *C. hispanica, C. kralikii* Cosson.

Subsect. 2. ***Kilimandscharica*** **I. Khalilov subsect. nov.** — Articulus siliculae superior ovatus, reticulatus. Typus: *C. kilimandscharica* O. E. Schulz.

Верхний членик стручочка яйцевидный, сетчатый. Typus: *C. kilimandscharica* O. E. Schulz.

Species: *C. kilimandscharica, C. sinuata-dentata* Hochst.

Sect. 4. *Flavocrambe* I. Khalilov, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 79. Typus: *C. gordjaginii* Spryg. et M. Pop. Sectio monotypica.

Sect. 5. *Orientecrambe* I. Khalilov, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 78—79. Typus: *C. orientalis* L.

Subsect. 1. ***Orientecrambe*** **I. Khalilov subsect. nov.** — Articulus siliculae superior levigato quadricostatus vel minutereticulatus. Typus: *C. orientalis* L.

Верхний членик стручочка сглаженно 4-ребристый или слабосетчатый. Typus: *C. orientalis* L.

Species: *C. aculeolata* (N. Busch) Czerniak., *C. hedgeii* I. Khalilov, *C. koktebelica* (Junge) N. Busch, *C. orientalis, C. persica* Boiss.

Subsect. 2. ***Junceae*** **I. Khalilov subsect. nov.** — Articulus siliculae superior perfecte levis haud quadricostatus. Typus: *C. juncea* Bieb.

Верхний членик стручочка совершенно гладкий, не 4-ребристый. Typus: *C. juncea* Bieb.

Species: *C. armena* N. Busch, *C. grossheimii* I. Khalilov, *C. edentula* Fisch. et Mey., *C. juncea.*

Sect. 6. *Astrocrambe* I. Khalilov, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 78. Typus: *C. schugnana* Korsh. Sectio monotypica.

Sect. 7. *Crambe.* — Sect. *Sarcocrambe* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 650, 651; O. E. Schulz, 1919, in Engl., Pflanzenreich, 70 (IV, 105) : 228—229. Typus: generis typus.

Subsect. 1. *Crambe.* Typus: generis typus.

Верхний членик стручочка гладкий или бугорчато морщинистый, не 4-гранный.

Species: *C. aspera* Bieb., *C. cordifolia* Stev., *C. gibberosa* Rupr., *C. kotschyana* Boiss., *C. maritima, C. pinnatifida* R. Br.

Subsect. 2. ***Tatariae*** **I. Khalilov subsect. nov.** — Articulus siliculae superior levis vel reticulatim nervosus, quadricostatus. Typus: *C. tataria* Sebeŏk.

Верхний членик стручочка гладкий или сетчато-жилковатый, 4-гранный. Typus: *C. tataria* Sebeŏk.

Species: *C. litwinowii* K. Gross, *C. grandiflora* DC., *C. steveniana* Rupr., *C. tataria.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 11 I 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(-924.71)

В. Н. Голубев

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ КРЫМА ВИДЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

V. N. GOLUBEV. THE NEW FOR THE CRIMEA SPECIES OF FLOWERING PLANTS

Сообщается об обнаружении 3 новых для флоры Крыма видов — *Salix rosmarinifolia, Iris sibirica* и *Carex panicea*, а также нового местообитания *Filipendula ulmaria*. Все эти виды найдены в заболоченной впадине по южной оконечности Долгоруковской яйлы, на границе с яйлой Тырке. Они вместе с другими компонентами ассоциации образуют комплекс мезогигрофитов, относящихся к голарктическому географическому элементу, имевшему особую историю естественного флорогенеза в Крыму.

При флористических исследованиях крымских яйл нами в районе южной оконечности Долгоруковской яйлы, по границе с яйлой Тырке, в заболоченной впадине обнаружены 3 новых для флоры Крыма вида — *Salix rosmarinifolia* L., *Iris sibirica* L. и *Carex panicea* L., а также новое местообитание *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Впадина имеет овальную форму с поперечником до 300 м в наименьшем сечении. Ее высота составляет 975 м над ур. м. Она покрыта растительностью заболоченного луга, более пышно развитой по периферии. В центральной части, в мочажинах между кочками ситников, скапливается избыточная поверхностная влага даже в середине лета. Сначала был найден *Iris sibirica*, после чего тщательное флористическое обследование данного обитания позволило обнаружить остальные новые виды.

По всей площади впадины разбросаны небольшие заросли и единичные особи кустарниковых ив: *Salix purpurea* 2,[1] *S. caprea* +, *S. rosmarinifolia* 3. С трех сторон впадину окружает коренной буково-грабовый лес с пролесником многолетним (Fagus orientalis + Carpinus betulus—Mercurialis perennis). Лишь с южной стороны она граничит с искусственной посадкой *Picea excelsa.* Травяная растительность большей части впадины, в особенности периферийной полосы, может быть отнесена к ассоциации Agrostis gigantea + Polygonum bistorta + Calamagrostis epigeios + Filipendula ulmaria—Carex panicea + Galium articulatum + Alchemilla tytthantha. Общее проективное покрытие травостоя 95—100%. Описание сделано 27 VII 1988. В ассоциации зафиксировано 65 видов цветковых растений.

Новым для флоры Крыма является кустарник *Salix rosmarinifolia.* Согласно А. К. Скворцову (1987), этот вид произрастает на болотах, торфяных лугах, песках и распространен по всей Украине, кроме Крыма и Приазовья. Таким образом, его находка в Крыму существенно уточняет ареал и заполняет «нелогичный» гиатус на фоне повсеместного распространения в европейской части СССР — в Прибалтике, Центре, на Западе, Востоке при общем распространении

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981), обилие — по шкале Браун-Бланке.

в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, Средней Европе (Скворцов, 1981). Популяция *Salix rosmarinifolia* является полночленной и содержит в себе особи всех возрастных состояний.

Iris sibirica развивается в форме овально-продолговатых куртин, тяготеющих к южной стороне впадины, открытой для прямого освещения с севера, а с юга притененной посадкой ели, препятствующей наиболее интенсивному солнечному облучению в полуденные часы. Каждая из куртин состоит из нескольких сотен побегов. Помимо крупных (до 2—3 м в диам.) имеются и более мелкие куртины, а также одиночные особи из 1—3 побегов. Популяция представлена всеми возрастными состояниями, является нормальной, полночленной. Плодоношение обильное. Высота вегетативных (листьев в розетках) и генеративных побегов достигает 1—1.3 м.

Среди зарослей ириса и по всему периметру впадины в лугово-болотном травостое обильно развита осока *Carex panicea*, расселяющаяся и размножающаяся с помощью длинных плагиотропных корневищ. В отличие от *Iris sibirica* осока хорошо себя чувствует и в переувлажненных мочажинах в центральной части впадины, уступая по высоте лишь особям, поселяющимся на периферии, где ее побеги достигают 70—100 см. При ее значительном обилии (4—5) в центральной части высота побегов заметно снижается (40—50 см), а количество сопутствующих видов резко убывает. Эффективное вегетативное размножение не препятствует образованию многочисленных генеративных побегов с хорошо вызревающими плодиками в мешочках женских колосков.

Filipendula ulmaria, формирующий плагиотропные поверхностные корневища, подобно *Iris sibirica* произрастает также куртинами, приуроченными к окраине впадины по всему периметру. Но этот вид встречается и в средней части впадины, чаще всего тяготея к зарослям ивняка. Популяция таволги полночленная, нормальная, наблюдается обильное цветение и плодоношение. Общая численность достигает многих тысяч особей. Высота генеративных побегов составляет 1.5—1.8 м. До сих пор *Filipendula ulmaria* был отмечен в Крыму только в долинах рек Малой и Большой Бурульчи (Косых, Богачук, 1974; Косых, Леонова, 1975). Хотя описанное нами местонахождение расположено в 2.5 км к западу от ранее известного, все-таки его следует признать новым, вторым.

В оценке генезиса новых находок представляет интерес установление принадлежности их к географическим элементам флоры в сопоставлении с ареалогическими типами других видов ассоциации, в которой они развиваются. Ареалы всех 4 найденных видов относятся к палеарктическому типу (согласно Рубцову, Приваловой, 1961). Из других видов ассоциации к нему принадлежат *Agrostis gigantea* 4, *Alopecurus pratensis* +, *Calamagrostis epigeios* 3, *Campanula glomerata* +, *Carex pallescens* 2, *C. panicea* 4, *Clinopodium vulgare* +, *Dactylorhiza incarnata* +, *Elytrigia repens* 1, *Festuca pratensis* 1, *Galium verum* 2, *Lathyrus pratensis* 1, *Leucanthemum vulgare* 3, *Lysimachia vulgaris* 2, *Phleum pratense* 2, *Polygonum bistorta* 4, *Prunella vulgaris* 2, *Ranunculus repens* 1, *Salix caprea* +, *S. purpurea* 2, *Stellaria graminea* 2, *Taraxacum officinale* 1, *Vicia cracca* 2. К этому ареалогическому типу непосредственно примыкают (экологически и генетически родственные) голарктические (*Cerastium holosteoides* 1, *Eleocharis palustris* 1, *Juncus articulatus* 1, *Poa angustifolia* 1, *Rumex crispus* +) и западнопалеарктические (*Betonica officinalis* 4, *Filipendula vulgaris* 3, *Heracleum sibiricum* 1, *Hypericum perforatum* 1, *Juncus effusus* 1, *Knautia arvensis* +, *Potentilla reptans* 1, *Ranunculus polyanthemos* 1, *Trifolium medium* 3, *Veronica chamaedrys* 1) виды. В комплексе перечисленных растений (включая 4 находки) насчитывается 41 вид, или 63% от всего видового состава ассоциации. Ареалы остальных 24 видов относятся к следующим типам: европейскому (*Anthriscus sylvestris* +, *Centaurea jacea* 3, *Valeriana wolgensis* 2), европейско-средиземноморскому (*Agrimonia eupatoria* +, *Carex hirta* 1, *Gladiolus imbricatus* +, *Poa compressa* +, *Scabiosa columbaria* +, *Sieglingia decumbens* +), европейско-средиземноморско-переднеазиатскому (*Dipsacus laciniatus* 1, *Juncus*

inflexus 1, *Lotus corniculatus* 1), европейско-восточносредиземноморскому (*Luzula campestris* +), восточносредиземноморскому (*Briza elatior* +), крымско-кавказско-малоазиатскому (*Verbascum spectabile* +), крымско-кавказскому (*Rhinanthus pectinatus* +), крымскому эндемичному (*Alchemilla tytthantha* 5), переднеазиатскому и евразиатскому степному (*Cirsium incanum* 1, *Primula macrocalyx* 3, *Senecio grandidentatus* 2), переднеазиатскому (*Veronica gentianoides* +), понтическому (*Galium articulatum* 4), понтическо-казахстанскому (*Festuca pseudovina* +, *Gnaphalium sylvaticum* +).

Таким образом, можно заключить, что доминирующее положение (по числу видов и их фитоценотической значимости) в ассоциации занимает комплекс голарктических видов (включающий в себя также палеарктические виды). Виды с ареалами других типов малочисленны и, как правило, имеют небольшое обилие. Однако в экологическом отношении все виды ассоциации более или менее равноценны и являются мезофитами или гигрофитами лугового и лугово-болотного характера.

Вновь найденные виды с палеарктическими ареалами по своей экологии вполне соответствуют другим компонентам ассоциации, но более всего близки к группе голарктических мезогигрофитов. Эти факты с определенностью свидетельствуют о том, что указанные виды флоры Крыма появились здесь в процессе естественного флорогенеза, общего для всего описанного комплекса мезогигрофитных растений голарктического географического элемента.

Наиболее вероятными представляются миграции мезогигрофитов в Крым в интергляциалы плейстоцена и в периоды голоцена с влажным и умеренно холодным климатом. Флористический обмен осуществлялся в местах соединения северной части Крыма с южной оконечностью Русской равнины. Не исключается и фактор заноса диаспор мезогигрофитных растений водоплавающими птицами, существовавший в последние тысячелетия голоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Косых В. М., Богачук В. М. Новый вид для флоры Крыма — *Impatiens noli-tangere* L. (*Balsaminaceae*) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 866—868. — *Косых В. М., Леонова Т. Г.* О находке *Euonymus nana* Bieb. (*Celastaceae*) в Крыму // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 550—552. — *Скворцов А. К.* Сем. 70. *Salicaceae* Mirbel — Ивовые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 10—36. — *Скворцов А. К.* Род 1. Ива (верба) — *Salix* L. // Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 130—133. — *Рубцов Н. И., Привалова Л. А.* Опыт сопоставления флор горного Крыма и Западного Закавказья // Тр. Гос. Никитск. бот. сада. 1961. Т. 35. С. 5—63. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Никитский ботанический сад
Ялта

Получено 18 IV 1991

УДК 581.9(-925.1) : 582.542.2

А. Е. Катенин

НОВЫЙ ДЛЯ АРКТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ СССР ВИД ОСОКИ — *CAREX ENERVIS* (*CYPERACEAE*)

A. E. KATENIN. A NEW FOR THE ARCTIC FLORA OF THE USSR SEDGE SPECIES *CAREX ENERVIS* (*CYPERACEAE*)

Ксеромезофильный азиатский бореальный луговой вид осоки найден на Чукотском побережье Ледовитого океана, в 2000 км от ближайшего ее местонахождения — в северной тайге на северо-востоке

Якутии. Характеризуются место и растительные сообщества, в которых произрастает этот вид на Чукотке. Высказываются предположения о причинах столь большой дизъюнкции ареала этого вида осоки.

Летом 1990 г. во время ботанических исследований на участке побережья Ледовитого океана, в 15 км к востоку от пос. Ванкарем, собраны образцы осоки не известного нам вида, которые Т. В. Егорова определила как *Carex enervis* C. A. Mey.[1] Гербарные образцы хранятся в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE).

По представлению Т. В. Егоровой (1990), наши образцы относятся к *Carex enervis* C. A. Mey. subsp. *enervis* из subgen. *Vignea* (Beauv.) Peterm. subsect. *Enerves* (Egor.) Egor. Самыми близкими к *Carex enervis* видами в арктической флоре СССР являются *Carex maritima* Gunn. и *C. duriuscula* C. A. Mey.

Carex enervis ранее не указывался ни для флоры Чукотки, ни для арктической флоры СССР в целом (Кречетович, 1935; Егорова, 1966; Юрцев и др., 1979; Хохряков, 1985; Петровский, Плиева, 1988). Во «Флоре СССР» этот вид приводится для Западной и Восточной Сибири, восточной части Средней Азии, а за пределами СССР — для Северной и Западной Монголии. Т. В. Егорова (1990) включает в *Carex enervis* вид *Carex similigena* V. Krecz., который встречается в Восточном Тянь-Шане. В Якутии *Carex enervis* отмечен в Алданском, Центрально-Якутском, Верхне-Вилюйском, Олекминском и Яно-Индигирском районах и не указан в Арктическом районе (Караваев, 1958; Определитель высших растений Якутии, 1974). В сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1988) *Carex enervis* указан для ряда юго-западных районов этой территории. Во «Флоре Сибири» (1990) перечислены районы, в которых присутствует этот вид, и указывается, что он встречается за пределами СССР в Северной Монголии, Западном Китае, в Памиро-Алае, Тянь-Шане и Тарбагатае.

На карте распространения *Carex enervis* в Сибири и на Дальнем Востоке СССР, приведенной в этой статье (см. рисунок), объединены данные карт из сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1988 : 380, рис. 114) и «Флоры Сибири» (1990 : 209, карта № 78). При этом мы заменили точечный способ показа распространения вида контурным. На этой карте видно, что ближайшие участки ареала *Carex enervis* от места нашей находки находятся на расстоянии около 2000 км в горах, в верховьях рек Омолона, Яны и Индигирки, в пределах подзоны северной тайги.

В ряде работ перечислены местообитания, в которых встречается эта осока: сырые заболоченные осоковые и разнотравные луга, заросли кустов по берегам рек и ручьев, травяные болота, солончаковые луга около озер; в горных районах — вплоть до субальпийского пояса (Кречетович, 1935; Караваев, 1958; Определитель ..., 1973; Определитель ..., 1974; Флора Центральной Сибири, 1979; Сосудистые ..., 1988). Из характеристики экологического распространения этого вида осоки следует, что она является луговым, а не криофитно-степным или галофитным видом. По мнению Б. А. Юрцева, высказанному в устной форме, *Carex enervis* относится к бореально-монтанно-степной широтной группе видов.

Место первой находки *Carex enervis* на Чукотке расположено в пределах северного приморского варианта подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973) и на северо-западной окраине Колючинского флористического округа Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции (Юрцев и др., 1979). Здесь эта осока произрастает на юго-восточном склоне скалистого отрога невысокой горы Ватан (128 м над ур. м.) Конусовидный отрог горы Ватан высотой 60 м расположен в северо-восточной приморской ее части и удален на 700 м от берега Ледовитого океана. Нижняя часть склона отрога покрыта крупнокаменистой неподвижной россыпью с эпилитными лишайниками. Верхняя часть отрога расчленена на секторы многочисленными каменными греб-

---

[1] Автор выражает Т. В. Егоровой свою признательность.



Распространение *Carex enervis* в Сибири и на Дальнем Востоке СССР.

1 — ареал C. enervis по данным сводок «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1988) и «Флора Сибири» (1990); *2 — местонахождение C. enervis* на Чукотке.

нями, расходящимися радиусами от вершины, которую венчает останец. Участки склона, расположенные между гребнями, заняты довольно сомкнутой растительностью, характер которой зависит от экспозиции конкретного участка склона. С юга к отрогу примыкает седловина, соединяющая его с горой Ватан. На отроге горы Ватан встречено довольно много видов сосудистых растений, нигде больше в районе работы нами не найденных и являющихся интересными находками для этой части Чукотского п-ова. В небольших количествах осока *Carex enervis* встречена в верхних задерненных частях южного, юго-западного и юго-восточного склонов отрога в 2 сообществах — в злаково-разнотравном мохово-лишайниковом с господством *Hierochloë alpina,*[2] *Poa malacantha, Artemisia arctica, Saxifraga funstonii,* **Potentilla villosula* Jurtz. ×*P. subvahliana* Jurtz.,[3] *Bupleurum triradiatum* и в разнотравно-овсяницевом мелкокуртинном с господством *Festuca auriculata,* * *Potentilla* ×*borealis* Soják и с небольшим количеством мхов и лишайников.

Этот вид осоки обилен (покрытие до 40%) в злаково-осочково-разнотравном лишайниково-моховом фитоценозе, расположенном на юго-восточном склоне (уклон 45°) в сильно заглубленной ложбине между скальными гребнями. Сообщество 2—2.5 м шир. вытянуто вниз по склону на 7 м. Сбоку с севера на каменном гребне расположена злаково-камнеломково-лапчатковая куртинная группировка. Сбоку, с юга, в ложбине находится злаково-минуарциево-полынное, сверху в ложбине — злаково-полынно-лапчатковое, а снизу в ложбине — полынно-злаково-зеленомошное сообщества. По ложбине сверху идет подток воды (в момент описания в ней было сухо); зимой снег задерживается. Поверхность склона в пределах сообщества неровная, с 3 крупными террасами, приуроченными к уступам скального основания (до 0.5 м выс., 1.5—2 м шир.) и вытянутыми вниз по склону на 1—1.5 м. Плоскости террас имеют наклон 30—40° и занимают 30% площади.

Проективное покрытие растительности в сообществе составляет 90, незаросший субстрат (камни) — 10%. Всего камни имеют покрытие 25, ветошь (главным образом осочки) — 30, опад — 5%. В сообществе выражено 3 яруса: 1-й (12 см выс., покрытие 25%) сложен листьями и генеративными побегами осочки,

---

[2] Латинские названия сосудистых растений приведены по: Юрцев и др. (1979). Авторы латинских названий приведены только для видов, отсутствующих в этом списке Чукотской флоры. Виды, новые для Колючинского флористического округа, отмечены звездочкой.

[3] Виды родов Bromus, Festuca, Potentilla определены Б. А. Юрцевым, а виды родов Papaver и Draba — В. В. Петровским, за что автор им очень благодарен.

злаков и разнотравья; 2-й (5—6 см выс., покрытие 50%) сложен листьями и ветошью осочки и разнотравья; 3-й, напочвенный (покрытие 80%), сложен мхами, лишайниками, опадом.

Злаки имеют суммарное покрытие 10%. Они представлены следующими видами (в скобках после названия указано покрытие вида, %, а знаком «+» — менее 1%: *Bromus arcticus* (5), *Festuca auriculata* (2), *Poa malacantha* (2), *Trisetum spicatum* (1).

Осоковидные имеют покрытие 40%: *Carex enervis* (40), *Carex rupestris* (+). Разнотравье имеет общее покрытие 60%. *Bupleurum triradiatum* (15), *Minuartia macrocarpa* (10), *Astragalus alpinus* (5), *Artemisia arctica* (5), *Minuartia rubella* (5), *Saxifraga funstonii* (5), *Potentilla villosula* × *P. subvahliana* (5), **P. anachoretica* (3), *P.* × *borealis* (2), *Rhodiola rosea* (2), **Draba parvisiliquosa* (1), * *Papaver detritophilum Petrovsky* (1), *Artemisia furcata* (1).

Среди зеленых мхов (покрытие 50%) господствуют *Rhytidium rugosum* (30), *Drepanocladus uncinatus* (10), *Pohlia* sp. (10), *Tortula ruralis* (+). Лишайники имеют суммарное покрытие 50%. Кустистые лишайники (15) представлены видами *Cetraria islandica* (5), *Thamnolia vermicularis* (5), *Dactylina arctica* (2), *Cetraria cucullata* (2), *C. nivalis* (+), *C. laevigata* (+). Листоватые лишайники (10%) представлены видами *Parmelia omphalodes* (5), *Hypogymnia subobscura* (2), *Umbilicaria* sp. (2), *Parmelia separata* (1). Накипные лишайники (25%) представлены *Lecidea* sp. (15), *Rhizocarpon* sp. (5), *Pertusaria* sp. (3) и первичными слоевищами видов рода *Cladonia* (2). Эпилиты среди лишайников всех жизненных форм составляют 25—30%.

Растительный покров этого сообщества неоднороден: в нем выражены микрогруппировки 2 типов в соответствии с 2 элементами рельефа — наклоненными террасками и более крутыми их уступами. Преобладающей по площади (70%) и основной является разнотравно-осочковая лишайниково-зеленомошная микрогруппировка. К ней относятся практически все особи *Carex enervis*, мезофильное разнотравье (*Bupleurum triradiatum, Artemisia arctica*), часть злаков, большинство зеленых мхов и несколько видов кустистых лишайников (*Thamnolia vermicularis, Dactylina arctica*).

На каменистых уступах размещены злаково-разнотравно-эпилитнолишайниковые группировки (30% площади сообщества), в которых господствуют листоватые и накипные эпилитные лишайники, а также небольшое покрытие имеют сосудистые растения (*Poa malacantha, Saxifraga funstonii, Artemisia furcata, Potentilla* × *borealis, Draba parvisiliquosa, Rhodiola rosea*).

Таким образом, преобладающая по площади в фитоценозе микрогруппировка, а соответственно и весь фитоценоз, не относятся к криофитно-степным, криоксерофитным тундровым или галофитным сообществам. По набору доминирующих видов этот фитоценоз можно отнести к ксеромезофитному травяному типу сообществ.

Наличие такого большого расстояния между единичным местонахождением *Carex enervis* на Чукотке и ближайшим фрагментом его ареала на северо-востоке Якутии, по нашему мнению, может быть объяснено тремя причинами: случайным заносом на северное побережье Чукотки зачатков осоки какими-либо агентами — животными, течениями или ветрами; гибелью растений *Carex enervis* на всем пространстве между пунктом на Чукотке и верховьем р. Индигирки или, наконец, плохой изученностью флоры этой обширной территории, а также возможностью смешения растений *Carex enervis* со сходными по внешнему облику и растущими в аналогичных местообитаниях растениями *Carex maritima* и *C. duriuscula*. При этом наиболее вероятным мы считаем совместное действие двух последних причин, т. е. мы допускаем, что этот вид может быть найден на северо-востоке Якутии и на Чукотке при последующих полевых работах ботаников, а, возможно, и в коллекциях растений, собранных с этой территории в прежние годы.

При объяснении причин произрастания *Carex enervis* на северном побережье Чукотского п-ова необходимо учесть, что на участке суши, заключенном между Ванкаремской лагуной и Ледовитым океаном, располагается несколько гор, образующих компактную группу. Эта группа гор оставалась незатопленной при изменении уровня океана и была убежищем для ряда видов, заселявших территорию, ставшую ныне шельфом. Таким образом, осока *Carex enervis*, встречающаяся в Якутии на аллювиальных (в том числе и засоленных) местообитаниях и в нижнем поясе гор, сохранилась на Чукотке на южных и юго-восточных склонах гор в теплых, увлажненных и хорошо заснеженных зимой местообитаниях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т. В. Род 6. *Carex* L. — Осока // Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 3. С. 40—163. — *Егорова Т. В.* Система рода *Carex* (*Cyperaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 858—868. — *Караваев М. Н.* Конспект флоры Якутии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 190 с. — *Кречетович В. И.* Сем. *Cyperaceae* // Флора СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 636 с. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 544 с. — *Определитель* растений Новосибирской области. Новосибирск: Наука, 1973. 368 с. — *Петровский В. В., Плиева Т. В.* К флоре Колымо-Раучуанского водораздела // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1673—1685. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л.: Наука, 1988. 421 с. — *Флора* Сибири. *Cyperaceae*. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1990. 290 с. — *Флора* Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979. 556 с. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Сообщ. 1. Вып. 5. С. 111—122; Сообщ. 2. Вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград

Получено 2 IV 1991

УДК 581.9(-925.17)

Е. А. Чубарь

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

E. A. TSCHUBAR. THE NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE ISLANDS OF THE FAR EAST MARINE RESERVATION

Сообщается о 29 новых видах для флоры островов Дальневосточного государственного морского заповедника.

Со времени образования Дальневосточного государственного морского заповедника (ДВГМЗ) прошло 12 лет. За этот период в состоянии растительного покрова островов произошли значительные изменения. Быстрыми темпами восстанавливается древесная растительность на самых крупных островах заповедника — Большом Пелисе, Стенина, Фуругельма, долгое время находившихся под значительным антропогенным воздействием; восстанавливаются популяции малочисленных и редких видов растений; идет пополнение флоры за счет адвентивных видов, большую роль в распространении которых играют морские колониальные птицы.

На островах ДВГМЗ в 1987—1990 гг. проводилась ревизия флоры. Целью работы было создание гербария сосудистых растений ДВГМЗ, составление общего списка флоры, уточнение границ распространения видов в пределах заповедника,

сбор сведений по фитоценотической приуроченности растений. В ходе исследований было собрано свыше 1500 гербарных листов сосудистых растений. Наши сборы подтвердили нахождение абсолютного большинства видов, выявленных для заповедника ранее (Куренцова, 1981; Горовой, Бойко, 1981; Селедец, Пробатова, 1981), но к ним было добавлено еще 29 видов. Общий список видов сосудистых растений заповедника включает в себя 715 видов. Несомненно, что эта цифра предварительная.

Впервые для островов ДВГМЗ приводятся следующие виды.

Bunias orientalis L.[1] (*Brassicaceae*). О-в Фуругельма, восточное побережье, птичий базар на склоне морской террасы, 17 VI 1989.[2] Занос.

Chamomilla suaveolens (Pursh) Rydb. (*Asteraceae*). Мыс Островок Фальшивый, у кордона охраны, 28 VIII 1990.

Chenopodium hybridum L. (*Chenopodiaceae*). Мыс Островок Фальшивый, по дороге к кордону охраны, 23 VII 1989. Занос.

Elymus ciliaris (Trin.) Tzvel. (*Poaceae*). О-в Фуругельма, восточный склон водораздельного хребта, птичий базар, 18 VIII 1989. Занос.

Erigeron acer L. (*Asteraceae*). О-в Фуругельма, северо-западное побережье, песчано-галечный пляж, 28 VIII 1988. Занос.

E. canadensis L. (*Asteraceae*). О-в Большой Пелис, северная часть, крупногалечная коса у озера, 22 VIII 1987, О. Лоенко. Занос.

Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake (*Asteraceae*). О-в Фуругельма, северо-западное побережье, птичий базар, 27 VII 1988. Занос.

Halenia corniculata (L.) Cornaz (*Gentianaceae*). О-в Фуругельма, сухой разнотравно-злаковый луг, 17 VIII 1988.

Juncus papillosus Franch. et Savat. (*Juncaceae*). О-в Фуругельма, западное побережье, на берегу ручья, 17 VIII 1988.

Leonurus heterophyllus Sweet (*Lamiaceae*). Острова Большой Пелис, 20 VIII 1987, Веры, 23 VIII 1989, Фуругельма, 7 VIII 1990; мыс Островок Фальшивый, 20 VIII 1989; на приморских песках и галечниках. Занос.

Pedicularis spicata Pall. (*Scrophulariaceae*). О-в Большой Пелис, центральная часть, заросли кустарников, 18 VIII 1987.

Phyllospadix iwatensis Makino (*Zosteraceae*). О-в Фуругельма, северо-западное побережье, в районе мыса Свиньина и бухты Западной, на глубине 1 м, 27 VII 1988.

Poa annua L. (*Poaceae*). О-в Фуругельма, юго-западное побережье, птичий базар на склоне морской террасы, 12 VIII 1990. Занос.

P. pratensis L. (*Poaceae*). О-в Фуругельма, заросли кустарников на склоне водораздельного хребта, 18 VI 1989. Занос.

Polygonatum inflatum Kom. (*Liliaceae*). О-в Фуругельма, на опушках и под пологом разреженных дубово-липовых лесов, 18 VI 1989.

P. involucratum (Franch. et Savat.) Maxim. (*Liliaceae*). О-в Фуругельма, дубняк рододендроновый на склоне распадка, 18 VI 1989.

Potentilla egedii Wormsk. (*Rosaceae*). О-в Большой Пелис, средняя часть, сухой разнотравно-злаковый луг на склоне морской террасы, 15 VIII 1987, 5 V 1989.

Pycreus sanguinolentus (Vahl) Nees (*P. korshinskyi* (Meinsh.) V. Krecz.) (*Cyperaceae*). О-в Фуругельма, заболоченный разнотравно-осоковый луг в долине ключа, 14 VIII 1988.

Serratula wolffii Andrae (*Asteraceae*). О-в Большой Пелис, дубняк разнотравно-осоковый в северной части острова, 3 IX 1989; о-в Фуругельма, дубняк рододендроновый в районе бухты Северной, 19 VIII 1990.

---

[1] Названия растений даются согласно «Флоре СССР» (1934—1964) с учетом последних изменений и дополнений (Черепанов, 1981; Сосудистые растения . . ., 1985, 1987—1989).

[2] Фамилия коллектора в тех случаях, когда им был автор, опускается.

Setaria glauca (L.) Beauv. (*Poaceae*). О-в Большой Пелис, крупногалечная коса в северной части острова, 24 VIII 1987. Занос.

Sium tenue (Kom.) (*Apiaceae*). О-в Фуругельма, заросли ивняка в долине ручья, 7 VIII 1988. 19 VIII 1989.

Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br. (*Rosaceae*). О-в Большой Пелис, южная часть, порослевый липовый лес, 18 VIII 1987.

Stellaria longifolia Muehl. ex Willd. (*Caryophyllaceae*). О-в Фуругельма, сырой разнотравно-злаково-осоковый луг в долине ручья, 16 VI 1989.

S. media (L.) Vill. (*Caryophyllaceae*). О-в Фуругельма, северо-западное побережье, птичий базар на морской террасе, 27 VII 1988. Занос.

Thladiantha dubia Bunge (*Cucurbitaceae*). О-в Веры, заросли кустарников у подножья морской террасы, 23 VIII 1988.

Trapa pseudoincisa Nakai (*Trapaceae*). О-в Большой Пелис, пресноводное озеро в северной части острова, 12 VIII 1987.

Trigonotis myosotidea (Maxim.) Maxim. (*Boraginaceae*). О-в Большой Пелис, северная часть, на берегу озера, 26 VIII 1987.

Veratum maackii Regel (*Liliaceae*). О-в Фуругельма, район бухты Западной, заросли ивняка на берегу ручья, 28 VIII 1990.

Viola pacifica Juz. (*Violaceae*). О-в Фуругельма, сухие разнотравно-злаковые луга, заросли полыни Гмелина, 5 VI 1990, 15 VII 1990, 18 VIII 1990.

Гербарные экземпляры растений хранятся в коллекционном фонде ДВГМЗ.

Из 29 новых для флоры заповедника видов 10 являются заносными, остальные — автохтонными. Популяции последних часто представлены ограниченным числом особей.

Определение растений проводилось в лаборатории морских и островных сообществ ДВГМЗ, правильность определения проверена в Дальневосточном региональном гербарии (VLA, г. Владивосток).

Автор выражает глубокую признательность специалистам, оказавшим помощь в обработке гербария, Н. С. Пробатовой (*Poaceae*) и А. Е. Кожевникову (*Cyperaceae*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П. Г., Бойко Э. В. Конспект флоры острова Фуругельма // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: Изд-во Ин-та биологии моря, 1981. С. 62—80. — *Куренцова Г. Э.* Сосудистые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Там же. С. 34—61. — *Селедец В. П., Пробатова Н. С.* Дополнение к флоре островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Там же. С. 81—91. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Т. 1—4. Л.: Наука, 1985, 1987—1989. — *Флора* СССР. Т. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Институт биологии моря
ДВО АН СССР
Владивосток

Получено 13 V 1991

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.48.087.75

С. С. Лищук

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ МАССЫ СЕМЯН

S. S. LISHCHUK. A METHOD OF SEED MASS DETERMINATION

Предлагается методика определения массы 100 шт. семян в 10-кратной повторности, дающая статистически достоверные результаты при значительно меньшей трудоемкости.

Для определения качества семян в числе других показателей используют массу 1000 шт. их. Допускается также использование методики ГОСТа (500 шт. в 2-кратной повторности) или международных правил 1969 г. (100 шт. в 8-кратной повторности) (Методические указания..., 1980). Указанные методики дают сходные результаты, однако мера сходства их статистически не определена. Между тем разработка соответствующей математически достоверной методики могла бы значительно сэкономить время, затрачиваемое на отсчет семян, особенно если эта работа производится вручную.

С этой целью нами проведено сравнение существующей методики определения массы 1000 шт. семян с предлагаемой нами новой методикой определения массы 100 шт.

В работе использованы заведомо различающиеся по массе семена разных видов растений, собранные в одно и то же время в одинаковых условиях произрастания, не менее чем со 100 особей, что обеспечило их достаточную однородность. Из каждой партии отбирали образцы по 100 и 1000 шт. семян в 10-кратной повторности, которые взвешивали на аналитических весах марки АДВ-200М с точностью до 0.0001 г. Полученные данные (масса 100 шт. семян была предварительно умножена на 10 для сравнимости с массой 1000 шт. семян) обрабатывали статистически по принятым методикам (Доспехов, 1985). Масса семян и результаты статистической обработки приведены в таблице.

Масса семян некоторых видов растений

Вид	Масса 1000 шт. семян, г		Масса 100 шт. семян, г		Критерий существенности разности $t_{факт}$
	размах вариации	среднее	размах вариации	среднее	
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	0.2346—0.2387	0.2364	0.0234—0.0243	0.0238	1.36
Phleum pratense L.	0.4896—0.5168	0.4994	0.0471—0.0509	0.0492	1.68
Chenopodium album L.	0.6803—0.6872	0.6832	0.0667—0.0689	0.0677	2.05
Trifolium pratense L.	0.7411—0.7731	0.7570	0.0730—0.0799	0.0763	0.64
Dactylis glomerata L.	0.9886—1.0610	1.0119	0.0911—0.1062	0.0990	1.40
Lotus arvensis Pers.	1.1804—1.2049	1.1909	0.1178—0.1209	0.1192	0.21
Rumex crispus L.	1.2342—1.2483	1.2410	0.1229—0.1246	0.1239	1.04
R. alpinus L.	1.6287—1.6371	1.6330	0.1627—0.1641	0.1632	0.36
Trifolium pannonicum Jacq.	4.2200—4.3049	4.2740	0.4044—0.4292	0.4224	2.06
Hordeum vulgare L.	46.1965—47.1802	46.5795	4.5998—4.7068	4.6457	0.84

Примечание. Виды расположены в порядке возрастания массы семян.

Исходя из значений средней массы и ее ошибки, для семян каждого вида определяли критерий существенности разности $t_{факт}$, который сравнивали с теоретическим критерием существенности Стъюдента $t_{теор}$ (t_{05}=2.10; t_{01}=2.88; t_{001}=3.92 для 18 степеней свободы). Несмотря на определенное различие величин критерия $t_{факт}$ для каждого вида, что связано с индивидуальной разнокачественностью семян (их различием по массе), во всех случаях этот критерий не превышал теоретического значения для принятых уровней вероятности. Следовательно, обе методики определения массы семян (1000 и 100 шт. в 10-кратной повторности) статистически достоверны и дают математически сопоставимые результаты, причем использование новой методики позволит в значительной степени облегчить труд исследователя.

Автор выражает признательность И. В. Вайнагию, во многом способствовавшему появлению данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с. — *Методические* указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. 64 с.

Закарпатский научно-исследовательский институт
агропромышленного производства
пос. Нижние Ворота

Получено 21 IV 1990

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 58.006 : 502.75

СИСТЕМА МЕР, НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ СОХРАНЕНИЯ СТЕПЕЙ

A SYSTEM OF MEASURES, WHICH IS NECESSARY FOR STEPPE PRESERVATION

С 20 по 22 марта 1991 г. в Ленинграде проходило совещание на тему «Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления», посвященное памяти выдающегося ботаника, крупнейшего знатока степей академика Е. М. Лавренко. Совещание было организовано секцией флоры и растительности Всесоюзного ботанического общества (ВБО) совместно с Комиссией по классификации, районированию и картированию растительности ВБО и Комиссией по охране растительности ВБО. В нем приняли участие свыше 100 человек из 36 организаций 26 городов страны. На двух последних заседаниях состоялась дискуссия о системе мер, необходимых для сохранения степей. Результаты обсуждения сформулированы в виде следующих положений.

I. Экологический кризис биосферы, ставящий под угрозу не только благополучие, но и само существование человечества как части биосферы, ранее всего и особенно резко проявился на территории степной зоны. Ее естественная растительность, биоценозы и экосистемы были уничтожены почти на всем протяжении из-за распашки плодородных земель, перевыпаса и сбоя сохранившихся степных пастбищ и, наконец, широкого распространения техногенных ландшафтов. Это не только резко ухудшило и продолжает ухудшать качество среды на степных территориях, не только привело к дестабилизации и разрушению степных ландшафтов (вплоть до превращения их в антропогенную пустыню), но и создало прямую угрозу **сохранению** степной биоты, ее генофонда, степных биоценозов, экосистем и ландшафтов.

II. Необходимость принятия неотложных мер по сохранению степей (сообществ, экосистем, ландшафтов) и степной биоты (совокупности видов растений, животных и микроорганизмов, формирующих степные биоценозы) в целом вызвана следующим.

Самобытная и разнообразная степная биота, сформировавшаяся более чем за 10 млн лет коэволюции степных видов, тонко приспособленная к региональным и местным условиям среды, представляет собой **невосстановимое наследие** биосферы. Она является носителем уникального генофонда, возможности использования которого при современных технологиях селекции и генной инженерии неисчерпаемы и еще не разведаны; ей свойственно огромное разнообразие ценных растений, животных и микроорганизмов, в том числе лекарственных, кормовых, эфирно-масличных и прочих сырьевых, медоносных, декоративных и т. д. Исключительно высока ценность степной биоты (как и степных биоценозов) для научных исследований в различных аспектах.

Степные сообщества и экосистемы наиболее совершенно приспособлены к выполнению разнообразных функций в степных ландшафтах (включая противоэрозионную, водоохранную — регулирование стока) и обеспечивают гомеостаз ландшафта, стабилизацию среды. Особенно велико их значение в формировании

и восстановлении плодороднейших почв планеты (из которых черноземы крайне важны и для регулирования газового состава атмосферы как депо неокисленного углерода), а также в качестве незаменимых первоклассных пастбищ с разнообразным набором витаминов, микроэлементов и т. д., в создании стаций опылителей и других полезных насекомых, природных «питомников» ценных лекарственных растений.

Степные ландшафты послужили естественной средой для формирования многих этносов и потому имеют неповторимую культурно-историческую, эстетическую, а также рекреационную ценность.

III. Четко прослеживается тенденция к быстрому сокращению и без того ничтожной площади еще уцелевших островков степи в основном на так называемых «неудобных землях», их сбою и деградации. Для сохранения степных сообществ, экосистем, ландшафтов необходимо не только срочно остановить эту тенденцию, но и до 2000 г. существенно увеличить долю естественной (прежде всего степной) растительности в степной зоне в первую очередь за счет склонов и окраин водоразделов с повышенным противоэрозионным и водоохранным значением; участков, подверженных дефляции (развеванию песков), пылевым бурям и представляющих невысокую ценность в качестве пашни; участков с деградировавшими (или смытыми) почвами и т. д. Это должно сочетаться с повышением эффективности использования пахотных земель за счет более совершенных технологий и улучшения социально-экономической структуры земледелия. Специального изучения заслуживают опыт ряда исторических усадеб, а также передовой опыт экологически грамотного ведения хозяйства в ряде зарубежных стран (например, ФРГ).

IV. Остро необходим комплекс мер по сохранению видового и популяционно-генетического разнообразия степной биоты. Основной путь сохранения нередких степных видов с достаточно широким распространением и богатым спектром местообитаний, а также их популяционного состава — это сохранение разнообразия степных сообществ и экосистем во всех подразделениях степной области. Редкие и исчезающие виды, подчас не связанные с определенными сообществами, нуждаются в дополнительном контроле за всеми известными их популяциями (через систему «Красных книг» и аналогичных сводок, особо охраняемых территорий, включая ботанические заказники), а зачастую и в специальных мерах по поддержанию их популяций. Меры эти должны подбираться индивидуально для каждого вида на основе изучения его биологии и экологии по унифицированным программам и методикам, включая оценку состояния и условий существования популяций в разных частях ареала. Необходимы создание баз данных по редким и исчезающим видам растений (эти работы начаты в Главном ботаническом саду АН СССР и Госкомприроде СССР), издание сводок типа «биологических флор», культивирование исчезающих видов в ботанических садах (с периодической реинтродукцией в природные ценозы). Аналогичные меры необходимы и для исчезающих видов животных.

V. Контролируемое сохранение степной биоты в целом невозможно без налаженной системы ее учета, в том числе мониторинга состояния популяций. Актуально создание компьютерных баз данных по степной биоте: по биоте степной области; по общему видовому разнообразию степных сообществ в пределах и за пределами степной области с выделением той части степной биоты, которая представлена на особо охраняемых природных территориях (ООПТ); по разнообразию и распространению степных сообществ. Эта работа может быть начата с групп организмов и регионов, лучше изученных специалистами, по унифицированной схеме. Создание баз данных сделает

возможным составление и регулярное переиздание «Конспекта степной биоты» и послужит основой мониторинга. Резко недостаточная изученность состава степной биоты, распространения и экологии видов даже по таким сравнительно хорошо изученным группам, как цветковые растения, и в таких регионах, как Средняя Россия, заставляет ботаников и зоологов страны уделять особое внимание флористическим и фаунистическим, а также геоботаническим и геозоологическим исследованиям в степных районах.

VI. Центральное место в системе мер по сохранению степей должно занять создание в стране (прежде всего для территорий степной зоны, лесостепи и для соответствующих поясов гор) единой сети заповедников и системы ООПТ разного статуса, тесно увязанных с расположением ограниченно и неистощительно используемых степных массивов вне ООПТ. Важно достичь определенного уровня плотности размещения охраняемых или неистощительно используемых участков степей с целью поддержания «экологических коридоров», а в местах особенно большой их изоляции добиться искусственного воссоздания степных урочищ, местностей, ландшафтов.

ВНИИ «Природа» достигнуты успехи по разработке и созданию общесоюзной сети заповедников и системы ООПТ в степной зоне (а также по сбору сведений о сохранившихся, но неохраняемых участках степей для составления общесоюзного перечня). Однако необходимо дополнить общесоюзную сеть проектируемых заповедников в тех районах, где создание их пока не планируется (например, в Забайкалье, в ряде таежно-степных районов Якутии), продолжить с участием ботаников и зоологов разных учреждений учет и паспортизацию достаточно сохранившихся степных участков в степной зоне и на горностепных территориях, а также островных участков степи вне степной зоны.

Насущно необходимо составление карты современного размещения сохранившихся степей в степной зоне и вне ее, а также в степных поясах гор. Перспективно использовать компьютерные технологии (географические информационные системы и др.) для накопления и анализа географической информации о современной степной растительности, что может составить основу мониторинга ее состояния и динамики.

VII. Следует поддержать принцип организации в степной зоне локальных систем ООПТ, ядром которых должен стать заповедник с его охранной зоной. Целесообразно передать заповеднику право контроля за состоянием охраны в незначительно удаленных от него заказниках, памятниках природы и в защитных зонах с ограниченным природопользованием, а также предусмотреть в земельном законодательстве СССР и республик пути расширения площади заповедников за счет соседних ценных природных объектов.

Для обеспечения сохранения всех ценотических комплексов территория заповедника (с охранной зоной) должна охватывать как минимум представительную часть степного ландшафта с полным спектром экотóпов и полным набором сукцессионных рядов. Для малых территорий, где это требование не выполняется и ограничен набор консументов (травоядных копытных, хищников), требуется имитация природных процессов (сенокошение, регулируемый выпас, регуляция численности животных, содействие сохранению сериальных группировок и сообществ и т. д.). Система этих мер должна разрабатываться с учетом природных условий данной территории и ее размеров. Абсолютное заповедание степных территорий (с исключением выпаса и сенокошения) несовместимо с природой степных биоценозов и экосистем.

VIII. Для использования степных угодий как пастбищ, выполнения средостабилизирующих функций, сохранения их состава и структуры необходимо

добиться через сеть организаций Госкомприроды СССР,[1] республик и областей соблюдения существующих неистощительных норм пастбищной нагрузки, организации мониторинга состояния степных пастбищ, упреждения необратимых их изменений, а в случаях сбоя растительности и разрушения почв — принятия своевременных мер по их восстановлению. Заслуживает внимания разработка методов восстановления плодородия степных почв с помощью «степеоборота» (временного вывода деградировавших земель из пахотного режима с восстановлением на них степной растительности).

IX. Крайне важны и заслуживают продолжения успешные опыты по искусственному воссозданию степных сообществ на месте истощенных пахотных земель и других антропогенно деградировавших территорий, проводимые в ряде учреждений (в Ставропольском сельскохозяйственном институте, НПО «Нива Ставрополья», Институте географии АН СССР, ВНИИ «Природа»), в Сумской и Тульской областях, Ставропольском крае, в условиях лесостепи, разнотравно-дерновинно-злаковых и сухих степей. Необходимы скорейшее обобщение полученных результатов, апробация предложенных методов в других районах, определение степени устойчивости и сукцессионного тренда «искусственных» степей, а также (для территорий, испытавших необратимую пастбищную дигрессию) установление вероятного облика зональных климаксных степей, которые следует воссоздать искусственно. Заслуживают продолжения эксперименты по воссозданию степных и лесостепных ландшафтов в целом (в первую очередь в исторических местах, таких как Куликово поле, и др.).

X. Для разработки эффективной системы мер по сохранению и восстановлению степей остро не хватает фундаментальных знаний, начиная с данных по составу степной биоты (особенно по многим группам беспозвоночных животных), а также по биогеографии степей и их классификации и кончая вопросами строения и функционирования степных биоценозов и экосистем разного уровня, сукцессионных степных (и лесных со степными урочищами) ландшафтов, биологии и аутэкологии степных видов и их популяций. Необходимо продолжать исследования по истории формирования и развития степных ландшафтов и биоты, филоценогенезу степных сообществ с мобилизацией и перекрестной проверкой данных различных дисциплин; эти данные должны составить базу для прогноза грядущих изменений степных ландшафтов и сообществ. Степная зона представляет собой также идеальный полигон для изучения симптомов и факторов антропогенно обусловленного экологического кризиса биосферы [включая проявления некогерентной (непрограммируемой) эволюции в условиях массового разрушения природных экосистем и сложившихся ценотических связей], для изучения «островного эффекта» в уцелевших фрагментах зональных степей (по сравнению со степными «островками» вне степной зоны) и т. д.

XI. В настоящее время успешному решению рассмотренных выше научно-практических вопросов крайне мешает ведомственная разобщенность исследователей при отсутствии межведомственной координации. Предельная напряженность экологической ситуации в степной зоне, реальность угрозы вымирания многих степных видов и исчезновения последних уцелевших островков степи на равнинах и в ряде горностепных районов страны требуют создания Межведомственного координационного совета по сохранению степей, в состав которого вошли бы представители основных организаций и ведомств, а также общественных движений и организаций, участвующих в решении

[1] Ныне Министерство природопользования и охраны природы СССР.

проблем сохранения и восстановления степей. Успеху дела могло бы помочь и создание в СССР неформальной организации, подобной «Лиге спасения секвойи» в США («Лиги спасения степей»?).

Секция флоры и растительности ВБО
Комиссия по классификации, районированию и картированию растительности ВБО
Комиссия по охране растительности ВБО
Ленинград

Получено 17 VII 1991

УДК 582.29(480.324)

© Бот. журн., 1991 г., т. 76, № 11

Е. Э. Мучник

ЛИХЕНОФЛОРА ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

E. E. MOOCHNICK. THE LICHEN FLORA OF PROTECTED TERRITORIES OF THE VORONEZH DISTRICT

Список лишайников (136 видов) охраняемых территорий Воронежской обл. анализируется по принадлежности видов к экологическим и географическим группам, типам жизненных форм. Отмечаются редкие для изученного региона виды лишайников.

Материалы для статьи собраны автором в течение 1987—1989 гг. Коллекции обрабатывались в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института АН СССР (БИН). За участие и помощь в работе автор приносит благодарность сотрудникам лаборатории.

Для Воронежской обл. впервые отмечено 52 вида лишайников, для охраняемых территорий — 92. В общий список лишайников вошли 4 вида, указанных для изучаемого региона М. П. Томиным (1926), но не найденных автором.

Охраняемые территории Воронежской обл. — это два заповедника: Воронежский государственный биосферный заповедник (ВГЗ) и Хоперский государственный заповедник (ХГЗ), а также памятник природы — Дивногорье.

Воронежский заповедник площадью 31 000 га, согласно ботанико-географическому районированию Воронежской обл. (Камышев, Хмелев, 1976), принадлежит Усманскому району Боброво-Усманского округа Среднерусской дубово-сосновой провинции. Расположен ВГЗ в Усманском бору на водоразделе рек Воронежа и Усмани. Рельеф — слабоволнистая, покрытая лесом равнина, понижающаяся на запад (Жарков, 1969). Климат в районе заповедника умеренно-теплый с неустойчивым увлажнением. Лес растет на мощных песчаных отложениях толщиной в несколько метров и прослоенных суглинками. Глубина залегания водоупорных суглинков оказывает сильное влияние на распределение влаги и питательных веществ в песчаных почвах Усманского бора. Здесь хорошо прослеживаются изменения условий произрастания — от сухих песчаных бугров до заболоченных низин, а также соответствующий ряд типов леса — от сухих лишайниковых боров до влажных суборей, дубрав.

Вследствие такого разнообразия эколого-ценотических условий таксономический состав лихенофлоры (табл. 1) ВГЗ представлен 108 видами из 42 родов, принадлежащих 20 семействам и группе несовершенных лишайников.

В табл. 2 приведены ведущие семейства лишайников, наиболее крупным из которых является *Cladoniaceae* (28 видов). Ведущие семейства составляют 58.3% от лихенофлоры ВГЗ в целом.

Для биоморфологического анализа лишайников изучаемой территории нами использована классификация жизненных форм, разработанная Н. С. Голубковой (1983). Проведенный анализ (табл. 3) помог выявить преобладание эпигенных

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав лихенофлоры охраняемых территорий Воронежской области

№ п/п	Вид лишайника	Охраняемые территории		
		ВГЗ	ХГЗ	Дивногорье
	Arthoniaceae			
1	*Arthonia patellulata* Nyl.	—	+	+
2	*A. radiata* (Pers.) Ach.	—	+	—
3	*Arthothelium spectabile* (Flot.) Massal.	+	—	—
	Chrysothricaceae			
4	*Chrysothrix candelaris* (L.) Laundon	+	+	—
5	*C. chlorina* (Ach.) Laundon	+	—	—
	Pleosporaceae			
6	*Julella fallaciosa* (Stizenb. ex Arnold) R. S. Harris	+	—	—
7	*Kirschsteiniothelia aethiops* (Berk et Curtis) D. Hawksw.	—	+	—
	Verrucariaceae			
8	*Verrucaria calciseda* DC.	—	—	+
9	*V. muralis* Ach.	—	—	+
10	*V. nigrescens* Pers.	—	—	+
	Pyrenulaceae			
11	*Pyrenula nitida* (Weigel) Ach.	+	—	—
	Caliciaceae			
12	*Calicium salicinum* Pers.	+	—	—
13	*Chaenotheca chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr.	+	—	—
14	*C. cinerea* (Pers.) Tibell	+	—	—
15	*C. ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig.	+	+	—
16	*C. furfuraceae* (L.) Tibell	+	+	—
	Graphidaceae			
17	*Graphis scripta* (L.) Ach.	+	—	—
	Peltigeraceae			
18	*Peltigera aphthosa* (L.) Willd.	+	—	—
19	*P. canina* (L.) Willd.	+	—	—
20	*P. didactyla* (With.) Laundon	+	—	—
	Lecideaceae			
21	*Bacidia arceutina* (Ach.) Arnold	—	+	—
22	*B. subincompta* (Nyl.) Arnold	—	+	—
23	*Catillaria globulosa* (Flörke) Th. Fr.	+	—	—
24	*Hypocenomyce scalaris* (Ach. et Liljeblad) P. James et G. Schneider	+	+	—
25	*Lecidella elaeochroma* (Ach.) M. Choisy	+	+	—
26	*L. euphorea* (Fl"orke) Hertel	+	+	—
	Lecanoraceae			
27	*Lecania alexandrae* Tomin	—	—	+
28	*Lecanora allophana* Nyl.	+	+	+
29	*L. argentata* (Ach.) Malme	+	+	—
30	*L. carpinea* (L.) Vain.	+	+	+
31	*L. crenulata* (Dicks.) Hook.	—	—	+
32	*L. dispersa* (Pers.) Sommerf.	—	—	+
33	*L. hagenii* (Ach.) Ach.	+	—	—
34	*L. impundens* Degel.	+	—	—
35	*L. leptyrodes* (Nyl.) Nilss.	+	—	—
36	*L. populicola* (DC.) Duby	+	+	—

№ п/п	Вид лишайника	Охраняемые территории		
		ВГЗ	ХГЗ	Дивногорье
37	*L. pulicaris* (Pers.) Ach.	+	+	—
38	*L. saligna* (Schrader) Zahlbr.	+	+	—
39	*L. subrugosa* Nyl.	+	—	—
40	*L. symmicta* (Ach.) Ach.	+	+	—
41	*L. varia* (Hoffm.) Ach.	+	—	—
42	*Placolecanora muralis* (Schreb.) Räs.	—	—	+
43	*P. radiosa* (Hoffm.) Räs.	—	—	+
	Hypogymnaceae			
44	*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.	+	+	—
45	*H. tubulosa* (Schaer.) Havaas	+	—	—
	Parmeliaceae			
46	*Cetraria islandica* (L.) Ach.	+	—	—
47	*C. nivalis* (L.) Ach.	+	—	—
48	*Cetrelia cetrarioides* (Delise ex Duby) Culb. et Culb.	+	—	—
49	*Melanelia exasperata* (DNot.) Essl.	—	+	+
50	*M. olivacea* (L.) Essl.	—	+	+
51	*M. subargentifera* (Nyl.) Essl.	+	+	—
52	*Neofuscelia verruculifera* (Nyl.) Essl.	+	+	—
53	*Parmelia acetabulum* (Neck.) Duby	+	+	—
54	*P. sulcata* Taylor	+	+	—
55	*Parmelina quercina* (Willd.) Hale	+	—	—
56	*P. tiliacea* (Hoffm.) Hale	+	+	+
57	*Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl.	+	+	—
58	*P. hyperopta* (Ach.) Arnold	+	—	—
59	*Platismatia glauca* (L.) Culb. et Culb.	+	—	—
60	*Tuckermanopsis pinastri* (Scop.) Hale	+	+	—
61	*T. sepincola* (Ehrh.) Hale	+	—	—
62	*Xanthoparmelia sömloensis* (Gyelink) Hale	—	—	+
	Usneaceae			
63	*Evernia mesomorpha* Nyl.	+	—	—
64	*E. prunastri* Ach.	+	+	—
65	*Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf	+	—	—
66	*Usnea hirta* (L.) Weber ex Wigg.	+	—	—
67	*U. subfloridana* Stirton	+	—	—
	Ramalinaceae			
68	*Ramalina baltica* Lettau	+	—	—
69	*R. fastigiata* (Pers.) Ach.	—	+	—
70	*R. fraxinea* (L.) Ach.	—	+	—
71	*R. pollinaria* (Westr.) Ach;	+	+	—
72	*R. roesleri* (Hochst. ex Schaerer) Hue	+	—	—
	Cladoniaceae			
73	*Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et Culb.	+	—	—
74	*C. mitis* (Sandst.) Hustich	+	—	—
75	*C. rangiferina* (L.) Nyl.	+	—	—
76	*C. stellaris* (Opiz) Brodo	+	—	—
77	*Cladonia acuminata* (Ach.) Norrlin	+	—	—
78	*C. bacillaris* Nyl.	+	—	—
79	*C. botrytes* (K. Hagen) Willd.	+	—	—
80	*C. caespiticia* (Pers.) Flörke	+	—	—
81	*C. cariosa* (Ach.) Sprengel	+	+	—
82	*C. cenotea* (Ach.) Schaerer	+	—	—
83	*C. cervicornis* (Ach.) Flotow	+	—	—
84	*C. chlorophaea* (Flk.) Sprengel	+	+	—
85	*C. coniocraea* (Flk.) Sprengel	+	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№ п/п	Вид лишайника	Охранные территории		
		ВГЗ	ХГЗ	Дивногорье
86	*C. cornuta* (L.) Hoffm.	+	—	—
87	*C. crispata* (Ach.) Flotow	+	+	—
88	*C. deformis* (L.) Hoffm.	+	—	—
89	*C. fimbriata* (I..) Fr.	+	+	—
90	*C. furcata* (Huds.) Schrader	+	—	—
91	*C. gracilis* (L.) Willd.	+	—	—
92	*C. macilenta* Hoffm.	+	—	—
93	*C. macrophylla* (Schaer.) Stenh.	—	—	+
94	*C. parasitica* (Hoffm.) Hoffm.	+	+	—
95	*C. phyllophora* Hoffm.	+	+	—
96	*C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich.	—	—	+
97	*C. pyxidata* (L.) Hoffm.	+	—	—
98	*C. ramulosa* (With.) Laundon	+	+	—
99	*C. rei* Schaerer	+	—	—
100	*C. squamosa* (Scop.) Hoffm.	+	—	—
101	*C. subulata* (L.) Weber ex Wigg.	+	—	—
102	*C. turgida* Ehrh. ex Hoffm.	+	—	—
	Pertusariaceae			
103	*Ochrolechia arborea* (Kreyer) Almb.	+	—	—
104	*Pertusaria amara* (Ach.) Nyl.	+	—	—
105	*P. globulifera* (Turn.) Massal.	+	—	—
	Candelariaceae			
106	*Candelaria concolor* (Dicks.) B. Stein	+	+	—
107	*Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr.	—	+	+
108	*C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg.	+	—	—
	Teloschistaceae			
109	*Caloplaca cerina* (Ehrh.) Th. Fr.	+	+	+
110	*C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forss.	—	—	+
111	*C. flavorubescens* (Huds.) Laundon	—	—	+
112	*C. granulosa* (Müll. Arg.) Jatta	—	—	+
113	*C. holocarpa* (Hoffm.) Wade	+	+	—
114	*C. saxicola* (Hoffm.)	—	—	+
115	*Xanthoria candelaria* (L.) Th. Fr.	+	—	+
116	*X. elegans* (Link) Th. Fr.	+	—	—
117	*X. lobulata* (Flk.) B. de Lesd.	+	—	—
118	*X. parietina* (L.) Th. Fr.	+	+	+
119	*X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber	+	+	—
	Physciaceae			
120	*Anaptychia ciliaris* (L.) Koerb.	+	+	—
121	*Buellia disciformis* (Fr.) Mudd	—	+	—
122	*B. punctata* (Hoffm.) Massal.	+	+	—
123	*Diplotomma alboatrum (Hoffm.) Br. et Rostr.*	—	+	+
124	*Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg	+	—	—
125	*P. orbicularis* (Neck.) Moberg	+	+	+
126	*Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnr.	+	+	+
127	*P. caesia* (Hoffm.) Fürnr.	+	+	—
128	*P. stellaris* (L.) Nyl.	+	+	+
129	*P. tenella* (Scop.) DC.	+	+	—
130	*P. tribacia* (Ach.) Nyl.	+	+	—
131	*Physconia distorta* (With.) Laundon	+	+	—
132	*P. grisea* (Lam.) Poelt	+	+	—
133	*Rinodina ocellata* (Hoffm.) Arnold	—	—	+

№ п/п	Вид лишайника	Охраняемые территории		
		ВГЗ	ХГЗ	Дивногорье
	Micareaceae			
134	*Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda	+	+	—
	Phlyctidaceae			
135	*Phlyctis argena* (Sprengel) Flotow	+	—	—
	Lichenes imperfecti			
136	*Lepraria incana* (L.) Ach.	+	+	—
	Итого	108	61	31

Примечание. Семейства лишайников в табл. 1 расположены по системе Poelt (1973), роды и виды — по алфавиту. Номенклатура дана в основном по Egan (1987).

плагиотропных жизненных форм (67 видов, или 62.0%), среди которых почти равное место занимают классы накипных и листоватых. Довольно значительная часть лихенофлоры заповедника (28 видов, или 25.9%) представлена плагиоортотропными формами. В целом состав экобиоморф свидетельствует об условиях средней увлажненности, так как лишайники листоватые, кустистые и значительная часть бородавчато- или чешуйчато-кустистых являются мезофилами.

Анализ приуроченности к субстратам лишайников ВГЗ (табл. 4) позволил выделить 5 основных экологических групп, наиболее многочисленная из которых — эпифиты (49 видов, или 45.4%). Кроме основных, нами выделены еще 2 промежуточные группы: эпифито-эпиксилы и эпигеидо-эпиксилы, а также небольшая группа эврисубстратных лишайников.

Среди лишайников, использующих живое или мертвое дерево в качестве субстрата, 52 вида обитают исключительно на лиственных породах и их валежнике, 9 — только на сосне и ее валежнике, 13 видов встречены на обоих типах субстрата.

ТАБЛИЦА 2

Состав ведущих семейств лишайников охраняемых территорий Воронежской области

Семейства	Охраняемые территории					
	ВГЗ		ХГЗ		Дивногорье	
	число видов, %	место в списке	число видов, %	место в списке	число видов, %	место в списке
Cladoniaceae	25.9	I	14.7	II—III	6.5	VI
Physciaceae	11.1	II—III	19.7	I	16.1	III—IV
Lecanoraceae	11.1	II—III	11.5	IV	22.6	I—II
Parmeliaceae	10.2	IV	14.7	II—III	16.1	III—IV
Teloschistaceae	6.5	V	6.6	V	22.6	I—II

Примечание. В табл. 2 ведущими мы считаем первые 4 семейства (места с I по IV).

При географическом анализе лихенофлоры изучаемого региона за основу была принята классификация географических элементов, разработанная А. Н. Окснером (1946, 1948, 1974), М. Ф. Макаревич (1963), Н. С. Голубковой (1965, 1983).

В составе лихенофлоры ВГЗ выявлены лишайники, относящиеся к 8 географическим элементам (табл. 5). На общем фоне преобладания лишайников мультирегионального элемента (54 вида, или 50.0%) довольно значительную роль

ТАБЛИЦА 3

Экобиоморфы лишайников охраняемых территорий Воронежской области

Отдел	Тип	Класс	Группа	Охраняемые территории					
				ВГЗ		ХГЗ		Дивногорье	
				число видов	%	число видов	%	число видов	%
Эндогенные	Плагиотропные	Накипные	Эндофлеоидные	2	1.9	2	3.3	1	3.2
			Эндолитные	—	—	—	—	1	3.2
Эпигенные	»	»	Однообразно-накипные	34	31.4	25	41.0	13	41.9
			Чешуйчатые	1	0.9	1	1.6	—	—
			Диморфные	—	—	—	—	2	6.5
		Листоватые	Широколопастные ризоидальные	3	2.8	—	—	—	—
			Вздутолопастные неризоидальные	2	1.9	1	1.6	—	—
			Рассеченнолопастные ризоидальные	27	25.0	18	29.5	12	38.7
	Плагио-ортотропные	Бородавчато- или чешуйчато-кустистые	Шило- или сцифовидные	24	22.2	8	13.2	2	6.5
			Кустисторазветвленные	4	3.7	1	1.6	—	—
	Ортотропные	Кустистые	Кустистые повисающие	9	8.5	5	8.2	—	—
			Кустистые прямостоячие	2	1.9	—	—	—	—

играют лишайники бореального (24 вида, или 22.2%) и неморального (23 вида, или 21.2%) элементов.

В результате ареалогического анализа установлено преобладание лишайников с бореальным (45.3%), голарктическим (21.3%) и неморальным (20.4%) типами ареалов.

Необходимо отметить, что некоторые виды лишайников встречены нами только в ВГЗ, причем местонахождения их немногочисленны. Это — *Cladonia*

ТАБЛИЦА 4

Экологические группы видов лишайников охраняемых территорий Воронежской области

Экологическая группа	Охраняемые территории					
	ВГЗ		ХГЗ		Дивногорье	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Эпифиты	49	45.4	31	50.8	15	48.4
Эпифито-эпиксилы	17	15.7	11	18.0	—	—
Эпиксилы	8	7.4	7	11.5	—	—
Эпигеидо-эпиксилы	3	2.8	1	1.6	—	—
Эпигеиды	19	17.6	6	9.9	1	3.2
Эпилиты	9	8.3	3	4.9	13	41.9
Эпибриофиты	1	0.9	—	—	2	6.5
Эврисубстратные	2	1.9	2	3.3	—	—
Итого	108	100	61	100	31	100

ТАБЛИЦА 5

Географический анализ лихенофлоры охраняемых территорий Воронежской области

Географический элемент	Тип ареала	Охраняемые территории					
		ВГЗ		ХГЗ		Дивногорье	
		число видов	%	число видов	%	число видов	%
Мультирегиональный	Бореальный	28	25.9	9	14.8	—	—
	Голарктический	18	16.7	14	23.0	6	19.4
	Неморальный	5	4.7	3	4.9	1	3.2
	Космополитный	2	1.9	—	—	—	—
	Монтанно-гипоарктический	1	0.9	—	—	—	—
Бореальный	Панбореальный	21	19.4	11	17.9	3	9.7
	Европейский	1	0.9	2	3.3	—	—
	Евроамериканский	2	1.9	2	3.3	—	—
Неморальный	Паннеморальный	17	15.7	15	24.6	7	22.6
	Европейский	4	3.7	1	1.6	2	6.5
	Евроамериканский	1	0.9	—	—	—	—
	Евразиатский	1	0.9	—	—	—	—
Эвриголарктический	Панголарктический	4	3.7	4	6.6	9	29.0
Ното-бореальный	—	2	1.9	—	—	—	—
Монтанно-гипоарктический	Голарктический	1	0.9	—	—	—	—
Средиземноморский	Евразиоафриканский	—	—	—	—	1	3.2
Монтанный	Голарктический	—	—	—	—	1	3.2
	Евramериканский	—	—	—	—	1	3.2
	Итого	108	100	61	100	31	100

acuminata, виды рода *Usnea* (особенно *U. subfloridana*), *Evernia mesomorpha, Ramalina roesleri, Calicium salicinum.*

Хоперский государственный заповедник довольно резко отличается от Воронежского своими природными условиями. ХГЗ расположен на юго-западе Воронежской обл., в пойме р. Хопер. Согласно ботанико-географическому районированию, заповедник принадлежит Аннинскому району Воронежского округа Среднерусской лесостепной провинции. Территория ХГЗ представляет собой равнину со спокойным и мягким рельефом (Козловский, Кондратьев, 1969). На правобережье р. Хопер распространены глинистые и суглинистые, мощные и тучные черноземы с пятнами оподзоленных почв, а в лесостепной части левобережья реки — песчаные обыкновенные черноземы.

Из 16 202 га площади заповедника 1222 га занимает водная площадь в меженный период. Поэтому большое значение для всей природы заповедника имеет весенний паводок, когда поверхность вод увеличивается в 12 раз и более, а уровень р. Хопер поднимается на 5—6 м. Климат заповедника характеризуется заметно выраженной континентальностью; среднее количество годовых осадков 633 мм. Большая часть заповедника покрыта лесами, в основном это дубравы, в меньшей степени — черноольховники, осинники, вязовники и искусственные сосновые насаждения. В условиях избыточного увлажнения, затененности, густого травянистого покрова на почве и мохового покрова на деревьях лишайники хуже развиваются, беднее состав лихенофлоры (табл. 1). Всего в ХГЗ выявлен 61 вид из 30 родов, принадлежащих 16 семействам и группе несовершенных лишайников.

В составе ведущих семейств лишайников ХГЗ (табл. 2) имеются те же семейства, что и в ВГЗ, но сем. *Cladoniaceae* перешло на II—III места, уступив

I место сем. *Physciaceae*. Ведущие семейства составляют 60.6% от всей лихенофлоры ХГЗ.

По составу экобиоморф лишайников ХГЗ (табл. 3) сходен с ВГЗ, лишь тип плагиоортотропных играет значительно меньшую роль (14.8%).

Что касается экологических групп (табл. 4), то преобладание лишайников, связанных с живой или мертвой древесиной (49 видов, или 80.3%), а также приуроченность большей их части (35 видов) к лиственным породам создают картину, довольно близкую к распределению по экологическим группам лишайников ВГЗ. Резкое различие наблюдается лишь в отношении эпигеидов, плохо развивающихся в сырых травянистых дубравах.

Проведенный географический анализ (табл. 5) показал, что преобладающие географические элементы лихенофлоры ХГЗ и типы ареалов лишайников аналогичны выявленным для ВГЗ.

Для ВГЗ и ХГЗ общими являются 49 видов лишайников. Коэффициент сходства лихенофлор, вычисленный по методу Серенсена—Чекановского в модификации В. М. Шмидта (1974), равен 0.58.

Памятник природы — Дивногорье площадью 216 га расположен в 120 км южнее г. Воронежа, на обрывистом правобережье р. Дон при впадении р. Тихая Сосна (Федотов, 1973). По ботанико-географическому районированию Дивногорье относится к Россошанскому району Павловского округа Южнорусской степной провинции. Ландшафты здесь отличаются исключительным своеобразием: остепненные долинные склоны с выступами меловых останцов, а над ними — выровненные плато с посадками ясеня *Fraxinus excelsior* L. и жестера *Rhamnus cathartica* L.

В лихенофлоре Дивногорья насчитывается 31 вид из 17 родов, принадлежащих 8 семействам (табл. 1). В списке ведущих семейств (табл. 2) равное место занимают *Lecanoraceae* и *Teloschistaceae*. Ведущие семейства составляют 77.4% лихенофлоры.

При анализе экобиоморф (табл. 3) выявлено увеличение числа ксерических видов из группы однообразно-накипных и диморфных жизненных форм (соответственно 41.9 и 6.5%). Среди экологических групп (табл. 4) резко возрастает роль эпилитов (13 видов, или 41.9%). Проведенный географический анализ (табл. 5) показывает тенденцию к увеличению в лихенофлоре доли видов эвриголарктического элемента и фиксирует наличие видов, принадлежащих средиземноморскому и монтанному элементам, которые отсутствуют во флорах ВГЗ и ХГЗ. Вероятно, эти виды представляют собой останцы древней флоры.

В Дивногорье отмечены редкие для средней полосы европейской части СССР виды лишайников: *Xanthoparmelia sömloensis, Verrucaria calciseda, Placolecanora zadiosa, Caloplaca granulosa.*

Коэффициент сходства лихенофлоры Дивногорья с лихенофлорами ВГЗ и ХГЗ весьма невелик и равен соответственно 0.13 и 0.28. Такое небольшое сходство объясняется резким различием природных условий охраняемых территорий, что, безусловно, накладывает отпечаток на видовой состав лишайников, распределение их по экологическим группам, географическим элементам и пр.

Таким образом, всего на охраняемых территориях Воронежской обл. выявлено 136 видов лишайников, среди которых есть редкие и интересные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Географический анализ лихенофлоры Верхне-Волжского флористического района // Нов. сист. низш. раст. 1965. Т. 2. С. 179—193. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Жарков И. В.* Воронежский заповедник // Заповедники Советского Союза. М.: Колос, 1969. С. 257—266. — *Камышев Н. С., Хмелев К. Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж: Изд-

во ВГУ, 1976. 181 с. — *Козловский В. Б., Кондратьев Н. П.* Хоперский заповедник // Заповедники Советского Союза. М.: Колос, 1969. С. 267—275. — *Макаревич М. Ф.* Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. Київ: Вид-во АН УРСР, 1963. 261 с. — *Окснер А. Н.* Неморальный элемент в лихенофлоре Советской Арктики // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 2. С. 475—490. — *Окснер А. М.* Арктичний елемент в ліхенофлорі радянського сектора Полярноі області // Укр. бот. журн. Київ, 1948. Т. 5. № 1. С. 65—82. — *Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. (Морфология, систематика и географическое распространение). Вып. 2. Л.: Наука, 1974. 283 с. — *Томин М. П.* Материалы к лишайниковой флоре Воронежской губернии // Зап. Воронежск. с.-хоз. ин-та. 1926. Вып. 5. С. 109—122. — *Федотов В. И.* Донское Дивногорье // Подворонежье. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1973. С. 157—173. — *Шмидт В. М.* Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 929—941. — *Egan R. S.* A fifth checklist of the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1987. N 2. P. 77—196. — *Poelt J.* Classification // The lichens. N. Y.; London: Acad. Press, 1973. P. 599—632.

Воронежский государственный университет Получено 6 XII 1990

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.594.2 (457.11/.15)

F. Conti, M. Pellegrini. Orchidee spontanee d'Abruzzo. — Lanciano: Cogecstre Edizione, 1990. 191 p. **(Ф. Конти, М. Пеллегрини. Дикорастущие орхидеи Абруцци.** 1990. 191 с.)

V. I. MELNIK. *F. CONTI, M. PELLEGRINI.* WILD-GROWING ORCHIDS OF ABRUZZI. 1990

Литература о европейских орхидеях пополнилась прекрасной книгой итальянских ботаников, посвященной орхидеям области Абруцци и Апеннинского п-ова в целом. Книга состоит из предисловия, глав «Характеристика окружающей среды», «Орхидеи», аналитического ключа для определения родов, описания видов, картосхем распространения наиболее редких орхидей в области Абруцци, библиографического списка и алфавитного указателя латинских названий орхидей.

Область Абруцци расположена в центре Апеннинского п-ова, на берегу Адриатического моря, в пространстве между реками Тронто на севере и Триньо на юге. В геоморфологическом отношении область делится на две части: апеннинскую — горную и адриатическую — приморскую. Горы Абруцци — это наиболее возвышенная часть Апеннин, максимальная высота которых достигает 2914 м над ур. м. (гора Корно в массиве Гран-Сассо). Горы сложены преимущественно известняками, смятыми в складки, местами переходящими в надвиги. Климат Абруцци средиземноморский. Авторы приводят детальные сведения о географическом положении, рельефе, геологическом строении, климате, флоре и растительности области, прослеживают историю антропогенной трансформации ландшафтов Абруцци. В разделе «Флора и растительность» они в популярной форме рассказывают о бинарной номенклатуре Карла Линнея, описывают жизненные формы растений по Раункиеру, рассматривают классификацию географических элементов флоры Италии. К сожалению, авторы не приводят статистических данных о флоре Абруцци и Италии в целом, что было бы весьма уместным в данном разделе. От рассмотрения флоры читатель подходит к восприятию понятий «фитоценоз», «биоценоз», «климакс» и др. из области фитоценологии. В растительном покрове области они выделяют равнинный, горный и высокогорный пояса. В равнинной части Абруцци распространены средиземноморские формации термофильных лесов с доминированием вечнозеленых склерофитов, в горах высотой до 800—1000 м над ур. м. произрастают субсредиземноморские листопадные дубравы, а в горах высотой до 1800 м над ур. м. — буковые леса. В высокогорьях выделяются субальпийский и альпийский пояса.

В главе «Орхидеи» дана общая характеристика орхидей, охарактеризованы способы их размножения, экологические особенности, рассмотрена их роль в народных традициях, вопросы охраны, гибридизация и тератология орхидей. Интересно отметить, что из 200 видов орхидей флоры Средиземноморья в Италии произрастает 120 видов. Наиболее редкими среди них являются *Epipogium aphyllum*, *Coralloriza trifida*, *Cypripedium calceolus*. Эти и многие другие виды

орхидей охраняются в национальном парке Абруцци и во многих резерватах области.

Основной объем книги приходится на описание видов орхидей Абруцци. По принятой авторами схеме описаны морфологические особенности, цветение, местообитания и распространение 66 видов. Описательную характеристику каждого вида дополняют великолепно выполненные, имеющие художественную ценность цветные фотографии. Для ботаников нашей страны большой интерес представляют не только описания экзотических для нас средиземноморских видов родов *Aceras, Ophrys, Serapias* и др., но и данные об особенностях биологии в условиях Средиземноморья, характерных для флоры умеренного пояса Европы видов *Cephalanthera damasonium, C. longifolia, C. rubra, Cypripedium calceolus, Leucorchis albida, Listera ovata.*

Как уже указывалось, в работе представлены картосхемы распространения в области Абруцци 42 наиболее редких видов орхидей. Отмечены не только сохранившиеся, но и исчезнувшие местонахождения.

В библиографическом списке насчитывается 61 название.

Авторы книги отмечают, что их работа — результат многолетнего изучения орхидей, выполненного по служебному долгу и по увлечению. Поэтому им удалось создать оригинальную работу, представляющую интерес как для специалистов, так и для любителей. Ботаник-профессионал найдет в ней ценные сведения об итальянских орхидеях, базирующиеся на обширном гербарном материале, тщательных наблюдениях в природе и критическом анализе литературы. Любителей природы, туристов, студентов книга привлечет популярной формой изложения, великолепными иллюстрациями и послужит прекрасным путеводителем по увлекательному миру средиземноморских орхидей.

В. И. Мельник

Центральный ботанический сад АН УССР
Киев

Получено 10 IV 1991

CONTENTS

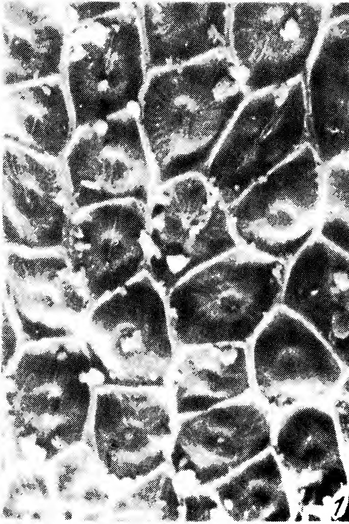








Таблица I. Поверхность семян *Diptychocarpus strictus*.

Окрыленные семена: *1* — средняя часть (×630), *2* — окрыление (×2100); бескрылые семена: *3* — средняя частть (×1050), *4* — переходная зона между корешком и семядолей (×315).

1/2 I. Зак. 1468

К с. 1467

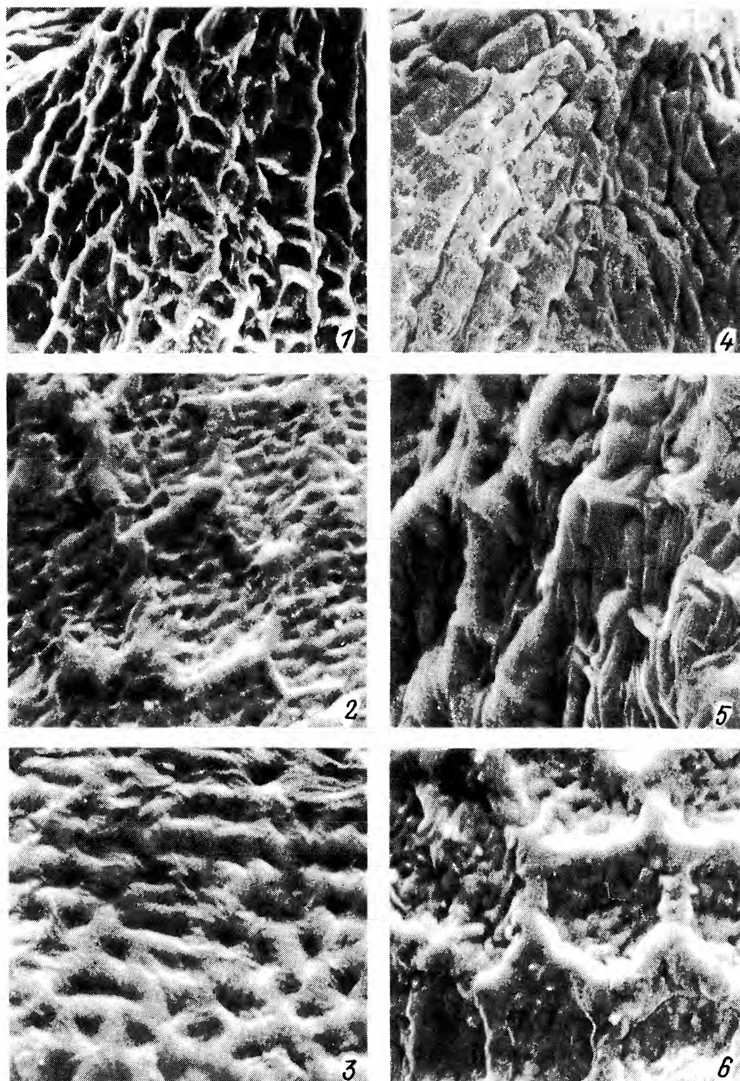


Таблица II. Поверхность семян *Hirschfeldia incana.*

Семена из вскрывающихся члеников: *1* — основание семени (×420), *2* — средняя часть (×420), *3* — зона «спинки» (×1050); семена из «носиков»: *4* — основание семени (×315), *5* — средняя часть (×630), *6* — зона «спинки» (×420).

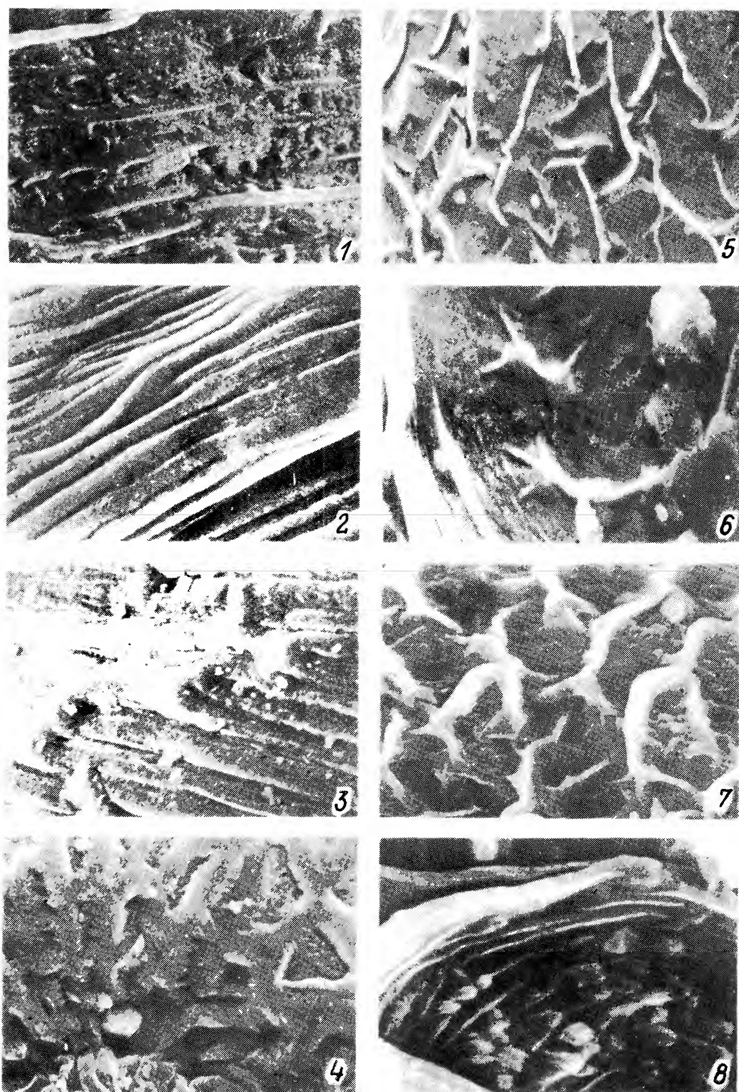


Таблица III. Поверхность *Axyris amaranthoides* (*1—4*) и *Chenopodium album* (*5—8*).

Окрыленные плоды: *1* — верхушка (×630), *2* — основание (×630); бескрылые плоды; *3* — верхушка (×630), *4* — основание (×420); *5, 6* — плоды с утолщенным околоплодником (соответственно ×420 и ×1050); *7, 8* — плоды с тонким околоплодником (соответственно ×420 и ×1050).

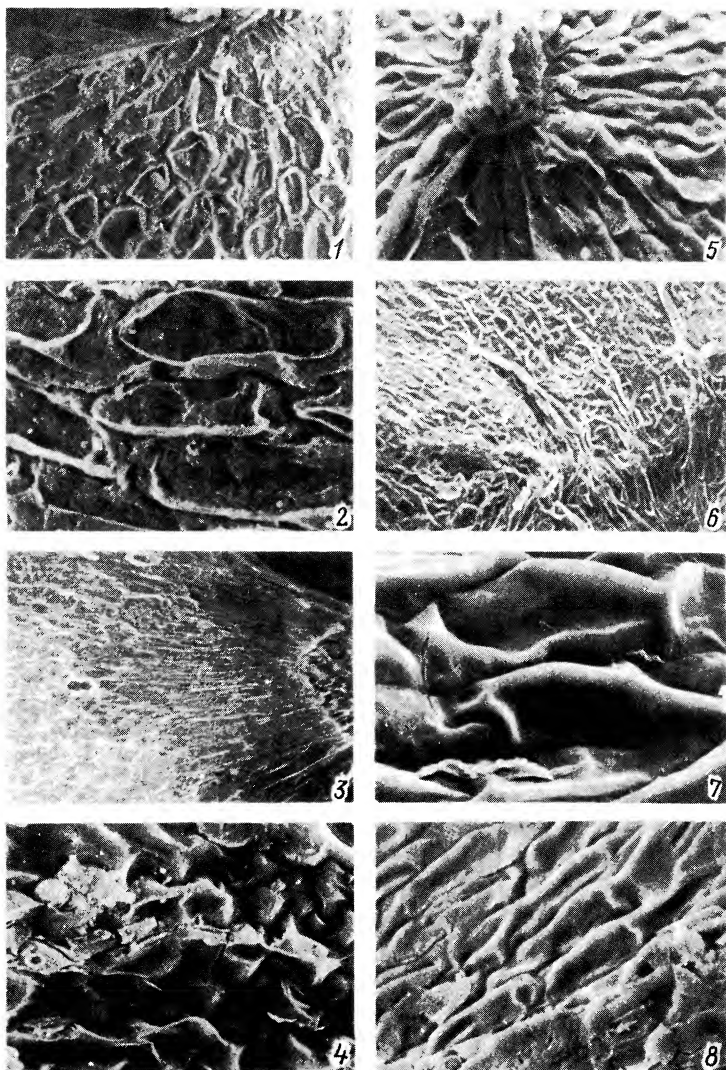


Таблица IV. Поверхность плодов *Atriplex nitens*.

1, 2 — морфотип I (соответственно ×84 и ×260); *3, 4, 5* — морфотип II (соответственно ×42, ×340 и ×170); *6, 7, 8* — морфотип III (соответственно ×42, ×340 и ×170).

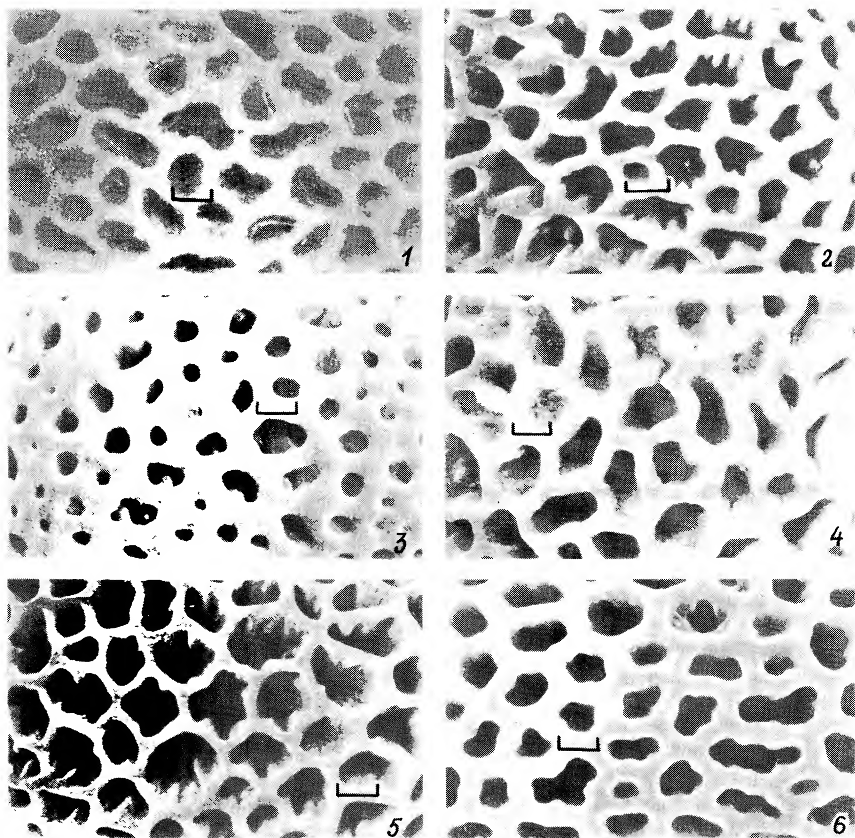


Таблица I. Скульптура экзины пыльцевых зерен видов рода *Crambe*.

1 — *C. strigosa* (sect. *Dendrocrambe*); *2* — *C. orientalis* (sect. *Orientocrambe*); *3* — *C. gordjaginii* (sect. *Flavocrambe*); *4* — *C. marinima* (sect. *Crambe*); *5* — *C. schugnana* (sect. *Astrocrambe*); *6* — *C. hispanica* (sect. *Leptocrambe*). Масштабная линейка: *1*—*6* — 1 мкм.

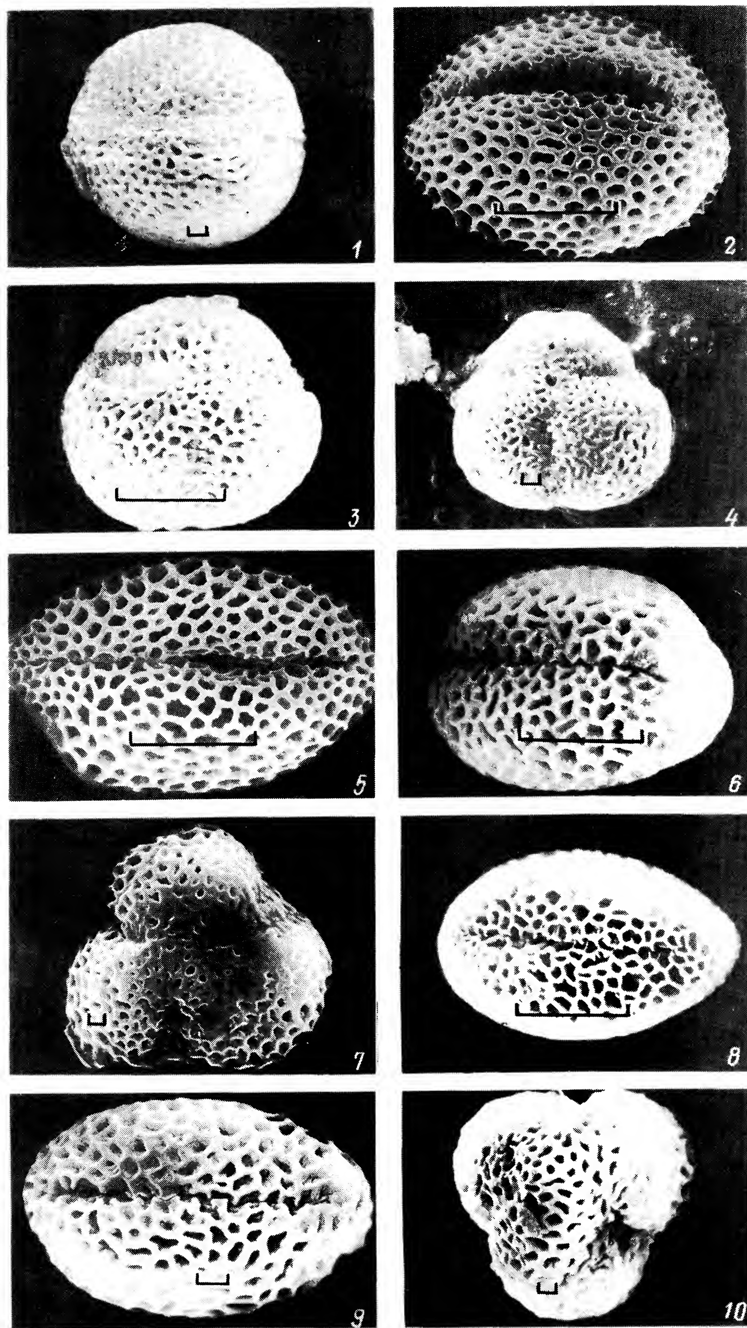


Таблица II. Пыльцевые зерна видов рода *Crambe*.

1 — *C. gordjaginii*; *2* — *C. hispanica*; *3* — *C. steveniana*; *4* — *C. armena*; *5* — *C. hedgei*; *6* — *C. grandoflora*; *7* — *C. laevigata*; 8 — C. juncea; *9*, *10* — *C. orientalis*. Масштабная линейка: *1*, *4*, *7*, *9*, *10* — 1 мкм; *2*, *3*, *5*, *6*, *8* — 10 мкм.

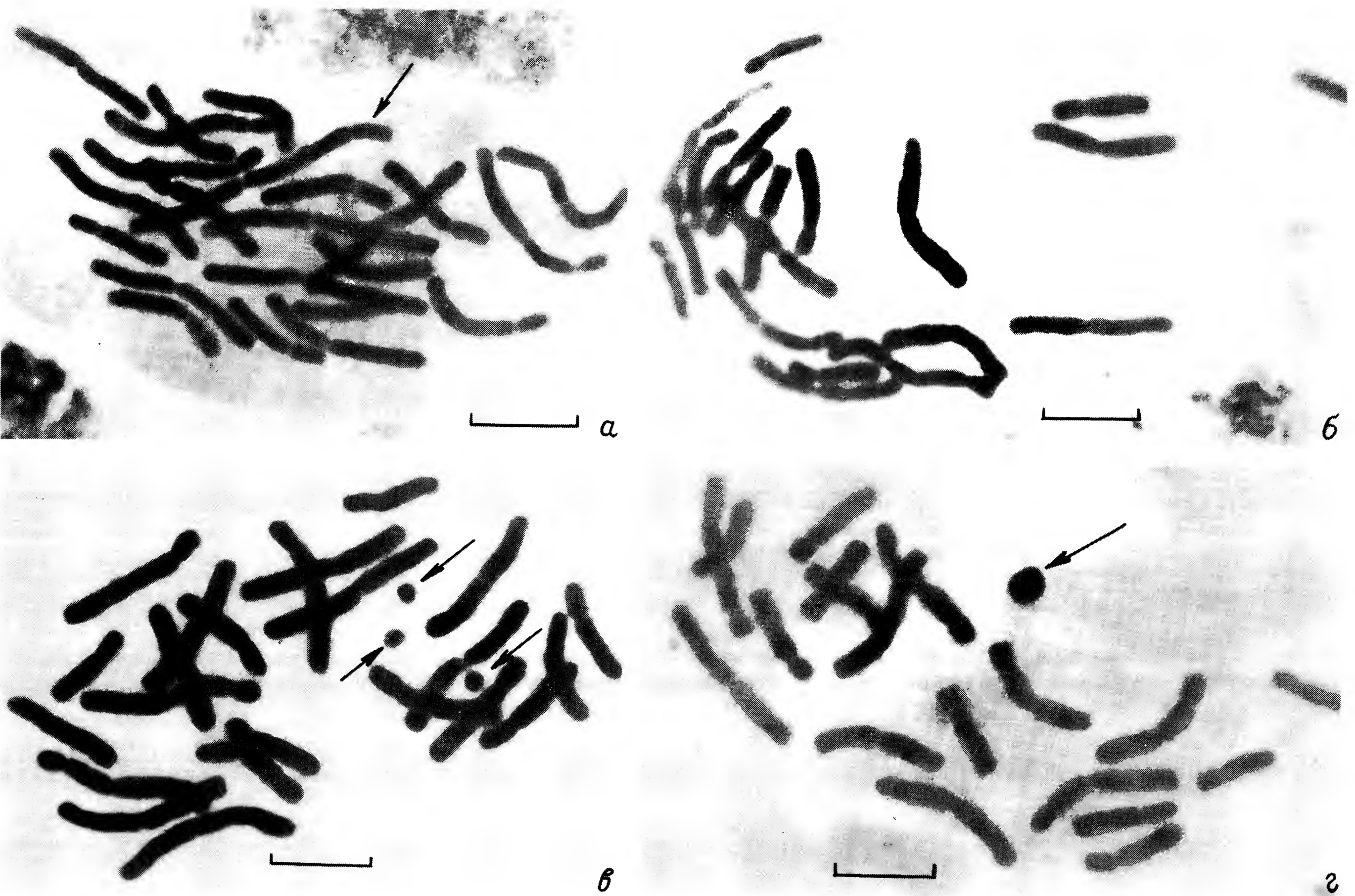
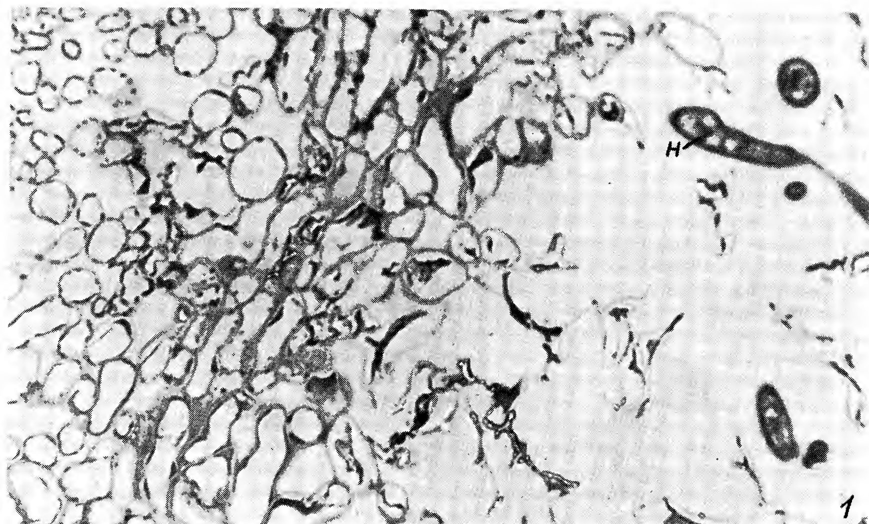


Таблица. Хромосомные перестройки в кариотипе *Larix sibirica* (указаны *стрелками*).

а, б — дицентрические хромосомы в тосонцэнгелской популяции; *в* — три фрагмента в шагонарской популяции; *г* — кольцевая хромосома в зайсанской популяции. Масштабная линейка — 10 мкм.



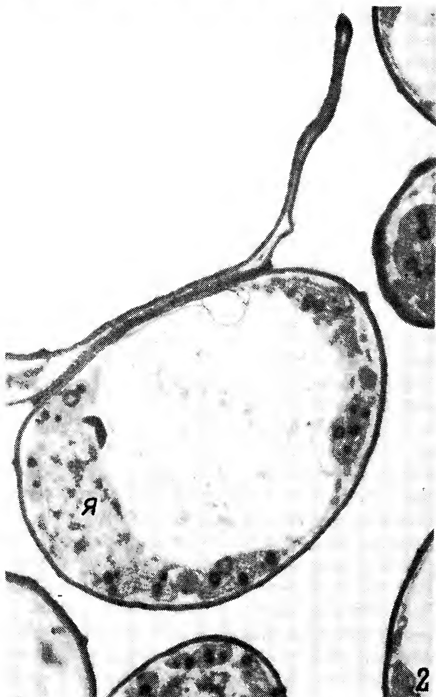




Таблица. Галл, индуцированный нематодой на листе ферулы.

1 — фрагмент поперечного сечения галла (*н* — нематода), ×250; *2* — дедифференцированная и разрушенная клетка галла (*я* — ядро), ×2600; *3* — участок цитоплазмы питающей клетки (*хл* — хлоропласт), ×6000.

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал. 1991. Т. 76. № 11. 1465—1640.*